Botanik

Untersuchungen über die Induktion der Dorsiventralität bei den Farnprothallien

---

Inaugural-Dissertation

zur

Erlangung der Doktorwürde der Naturwissenschaften

genehmigt von der

Mathematisch-naturwissenschaftlichen Fakultät
der Rheinischen Friedrich-Wilhelm-Universität zu Bonn

von

Kurt Bußmann
aus Minden

Mit 4 Textfiguren

Berlin
Verlag von Gebrüder Borntraeger
1939

Botanik

Untersuchungen über die Induktion der Dorsiventralität bei den Farnprothallien

Inaugural-Dissertation

zur

Erlangung der Doktorwürde der Naturwissenschaften

genehmigt von der

Mathematisch-naturwissenschaftlichen Fakultät
der Rheinischen Friedrich-Wilhelm-Universität zu Bonn

von

Kurt Bußmann
aus Minden

Mit 4 Textfiguren

Berlin
Verlag von Gebrüder Borntraeger
1939

Berichterstatter: Professor Dr. Fitting
Professor Dr. Schumacher

R. UNIV.
BIBLIOTHEEK
LEIDEN

D. 5

Sonderabdruck aus den Jahrbüchern für wissensch. Botanik. Bd. 87, Heft 4, 1939
Verlag von Gebrüder Borntraeger in Berlin
Druck von E. Buchbinder (H. Duske) G. m. b. H. in Neuruppin
Printed in Germany

Untersuchungen über die Induktion der Dorsiventralität bei den Farnprothallien.

Von

Kurt Bußmann.

Mit 4 Textfiguren.

Einleitung.

Seit den bekannten Arbeiten Leitgebs (1877, 1879) und Prantls (1879) gilt allgemein als sicher bewiesen, daß nur das Licht die Dorsiventralität der Farnprothallien induziert. Denn gleichzeitig erschienene Mitteilungen Baukes (1878), wonach alleiniger Induktor die Schwerkraft sei, stützten sich nur auf gelegentliche und noch dazu vieldeutige Beobachtungen, ohne durch Versuche eine feste Grundlage erhalten zu haben.

Aber auch Leitgeb und Prantl haben ihre Behauptung nur durch einige wenige Versuche mit meist einseitig einfallendem Tageslicht belegt, von denen namentlich der folgende klassisch geworden ist: Auf einer Nährlösung schwimmende Prothallien von *Ceratopteris thalictroides* und *Osmunda regalis* wurden von unten durch Spiegel belichtet. Stets entstanden dabei weiterhin Archegonien, Antheridien und Rhizoiden ausschließlich auf der beschatteten Oberseite, auch dann, wenn auf der Unterseite bereits Sexualorgane vorhanden waren. Durch Veränderung der Belichtungsrichtung erfolgte also eine Umkehrung der Thallusseiten, da „Archegonien und Rhizoiden sich immer an der Schattenseite entwickeln" (Leitgeb, 1879a, S. 13). Daß die Schwerkraft für die Dorsiventralitätsinduktion bedeutungslos ist, sollte folgender Versuch zeigen: „Ein mit Erde belegter und mit Sporen besäter Thonzylinder wurde auf die — horizontale — Achse eines Klinostaten geschoben" (S. 10). Die Prothallien stellten sich transversal zu dem einseitig von vorn einfallenden Licht und bildeten nur auf der beschatteten Seite Sexualorgane aus. Allerdings ist es Leitgeb entgegen seiner Erwartung bei Rotation um die vertikale Klinostatenachse nicht ge-

lungen, trotz nun allseitiger seitlicher Belichtung isolaterale Prothallien zu züchten, d. h. Prothallien, die entweder auf keiner oder auf beiden Seiten Archegonien ausbilden. Prantl hat Prothallien unbekannter Art horizontal belichtet. Sie stellten sich wie bei Leitgeb mehr oder weniger genau senkrecht. Aus der Tatsache, daß trotzdem sämtliche Prothallien dorsiventral wurden, schloß auch er, daß nicht die Schwerkraft, die wenigstens bei einem Teil der Prothallien, nämlich den genau senkrecht wachsenden, beide Seiten in gleicher Weise reizen müßte, sondern das Licht alleiniger Induktor der Dorsiventralität bei den Farnprothallien ist.

Durch diese Beobachtungen und wenigen Versuche, so primitiv diese auch sein mochten, schien die Dorsiventralitätsinduktion bei den Farnprothallien ebenso wie bei den Marchantieenbrutkörpern so restlos geklärt zu sein, daß seitdem keine Arbeiten mehr erschienen sind, die sich hiermit befassen.

Die neuen ergebnisreichen Forschungen Fittings über die Dorsiventralitätsinduktion bei den Brutkörpern der Marchantieen mußten aber die Anregung dazu geben, diese wichtige entwicklungsphysiologische Frage auch bei den Prothallien der Farne mit modernen Methoden eindringend zu bearbeiten, zumal bereits in Leitgebs Arbeiten einige wichtige Anhaltspunkte dafür zu finden sind, daß dieses Problem bei den Farnprothallien verwickelter ist, als es nach den zusammenfassenden Darstellungen in den Hand- und Lehrbüchern den Anschein hat.

Vor allem wurde dabei Bedacht darauf genommen, möglichst verschiedene Farngattungen mit verschiedener Prothallienentwicklung für die Untersuchungen heranzuziehen. Außer einigen Polypodiaceen, aus später zu erörternden Gründen vornehmlich *Adiantum cuneatum*, daneben aber auch *Aspidium Filix mas* und *Athyrium Filix femina*, wählte ich dafür die Osmundacee *Osmunda regalis* und die Parkeriacee *Ceratopteris thalictroides* aus.

Abschnitt I.

Der typische Entwicklungsgang der untersuchten Prothallien und entwicklungsphysiologische Fragestellungen.

A. Grundzüge der Prothallienentwicklung.

Bei den von mir untersuchten Polypodiaceen, Osmundaceen und Parkeriaceen verläuft die Prothallienentwicklung sehr verschieden; besonders die jüngsten Stadien unterscheiden sich weit-

gehend voneinander. Näheres darüber findet man in den Arbeiten von Döpp (1927), Gerhardt (1927) und Orth (1936), sowie einigen älteren Arbeiten. Im folgenden sollen nur diejenigen Unterschiede in der Entwicklung behandelt werden, deren Kenntnis für unsere Fragestellungen notwendig ist.

1. Polypodiaceen.

Die Sporen der Polypodiaceen sind bilateral, beinahe bohnenförmig (*Athyrium*, *Aspidium*), oder tetraëdrisch gebaut (*Adiantum*). Bei der Keimung reißt das Exospor an einer durch die Organisation der Spore fest bestimmten Stelle auf, bei den bilateralen Sporen in der Mitte der mehr oder weniger konkaven Innenseite, bei den tetraëdrischen im Scheitel. Darauf geht aus der Spore ein positiv phototropischer Zellfaden, das Protonema, hervor, der bei der Keimung meist schon zweizellig ist, da die erste Zellteilung in der Regel bereits vor der Keimung, seltener kurz danach erfolgt. Die Keimzeiten betrugen bei allen Arten je nach der Jahreszeit etwa 6—10 Tage. Am längsten dauerte die Keimung in den Monaten Oktober bis Januar; sie ist weitgehend von der Lichtintensität und der Wärme abhängig.

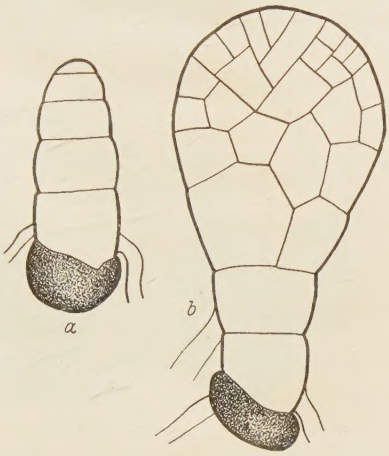

Fig. 1. Keimesentwicklung einer Polypodiacee (halbschematisch). *a* = Protonemastadium, *b* = junge Zellfläche (etwa 4 Wochen alt) von oben.

Von der älteren, basalen Zelle teilt sich, häufig sofort, nachdem die Sporenmembran aufgeplatzt ist, das Primärrhizoid ab; aus der Spore wächst das apikale Ende des Keimlings hervor. Nach einigen weiteren Querteilungen, durch die ein aus 3—8 Zellen bestehender Zellfaden (Fig. 1*a*) entsteht, treten vor allem in der letzten und vorletzten Protonemazelle auch Längsteilungen durch lotrechte Teilungswände auf; infolgedessen bildet sich nun eine einschichtige horizontale Fläche (Fig. 1*b*), die dem Substrat mehr oder weniger anliegt. Im Verlauf dieser Quer- und Längsteilungen, die bei den verschiedenen Arten in für diese bezeichnender Reihenfolge verlaufen, tritt vorübergehend eine zweischneidige, keilförmige Scheitel-

zelle mit senkrecht gestellter Schneide auf. Daß diese regelmäßige Orientierung der Scheitelzelle mit senkrechter Schneide auf dem Einfluß eines Außenfaktors beruht, läßt sich vermuten; jedoch liegen in der Literatur kaum Angaben darüber vor. Nur Prantl (1879, S. 703) glaubt aus seinen Beobachtungen schließen zu müssen, daß wenigstens bei den von ihm beobachteten Arten, die er jedoch im einzelnen nicht angibt, das Licht auf die Orientierung der Scheitelzelle keinen Einfluß hat; denn in seitlich belichteten Sporenaussaaten standen die jungen Zellflächen „in der verschiedensten Lage zu der Richtung des Lichtes."

Die Scheitelzelle wird nach kurzer Zeit, etwa nach Abgabe von 8—12 Segmenten nach rechts und links, zur horizontal verlaufenden Scheitelkante aufgeteilt, die alsdann das weitere Wachstum der Zellfläche besorgt. Für diese Entwicklung sind von Döpp (1927), Gerhardt (1927) und Orth (1936), sowie schon von verschiedenen älteren Autoren gewisse Gesetzmäßigkeiten festgestellt worden, auf deren Behandlung hier jedoch verzichtet werden kann. Schließlich nach etwa 2 Monaten erfolgen in der mittleren Region der Zellfläche Teilungen senkrecht zu den beiden bisherigen Teilungsrichtungen durch horizontale Wände. Dadurch wird die bisher überall einschichtige Zellfläche in der Mitte mehrschichtig; an der Ventralseite wölbt sich die Mittelrippe hervor. Im typischen Falle erzeugt nur diese Rhizoiden und Geschlechtsorgane.

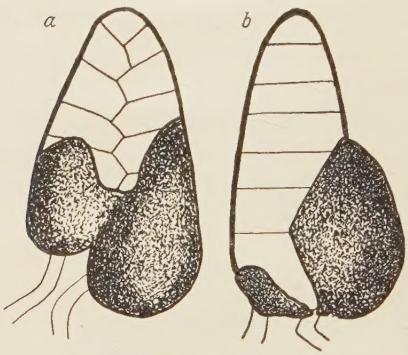

Fig. 2. Etwa 14—20 Tage alte Prothallien von *Ceratopteris thalictroides* (halbschematisch). *a* von der Seite, *b* von oben.

2. Parkeriaceen.

Von dieser Familie wurden die Prothallien von *Ceratopteris thalictroides* untersucht, deren Entwicklung dank den Untersuchungen Kny's (1871) gut bekannt ist. Die sehr großen kugeltetraëdrischen Sporen keimen nicht zu fadenförmigen Protonemen aus, sondern bilden sofort eine Zellfläche, die aber im Gegensatz zu den Flächen der Polypodiaceen normalerweise senkrecht zum Substrat gestellt ist. Das Wachstum erfolgt wieder mittels einer zweischneidigen,

keilförmigen Scheitelzelle, aber mit horizontal gestellter Schneide, die Segmente abwechselnd nach oben und nach unten abgibt (Fig. 2), und zwar nach Leitgebs (1879a, S. 3ff.) Vermutung unter dem Einfluß der Schwerkraft, die „insoweit einen orientirenden Einfluß auf das Wachsthum ausübt, als die Theilungen der Scheitelzelle in einer Verticalebene vor sich gehen." Auch hier teilt sich nach kurzer Tätigkeit die Scheitelzelle auf; gleichzeitig dreht sich das flächige Prothallium um 90° um seine Achse so in die zum Licht transversale Ebene, daß bei normalen Außenbedingungen das ältere Prothallium mit seiner Ventralseite dem Substrat anliegt. Nach etwa 4—8 Wochen treten auf der Unterseite des Prothalliums die Archegonien und Antheridien auf.

3. Osmundaceen.

Anders als bei den Polypodiaceen entwickelt sich auch das Prothallium von *Osmunda regalis*: Die kugeltetraëdrischen Sporen nehmen nach der Aussaat infolge Quellung vollkommen kugelige Gestalt an. Bereits vor Sprengung des Exospors entsteht eine Querwand; demnach besteht der junge Keimling jetzt aus zwei halbkugeligen Zellen, an deren einer, und zwar der der Sporenspitze zugekehrten, sich nach Sprengung der Sporenmembran das Primärrhizoid bildet. Diese Zelle ist als die basale anzusehen. Bei *Osmunda regalis* wächst also die basale Zelle aus der Sporenspitze hervor.

Die beiden halbkugeligen Zellen teilen sich je durch eine Längswand, und zwar steht diese in der apikalen Zelle senkrecht, in der basalen parallel zum Substrat. Die beiden Zellwände stehen also senkrecht aufeinander. Auf diese Weise entwickelt sich nicht ein fadenförmiges Protonema, sondern „ein Zellkörper von 2 übereinander liegenden Viertelkugelpaaren" (Orth, 1936, S. 138). Weitere Teilungen durch lotrechte Quer- und Längswände lassen aus der einen apikalen Zelle eine zweischneidige, keilförmige Scheitelzelle mit senkrechter Schneide entstehen (Fig. 3*a*). Gleichzeitig hiermit flacht sich der Zellkörper dadurch ab, daß das von der Scheitelzelle nach rechts und links abgegebene Gewebe einschichtig wird (Fig. 3*b*). Die übrigen drei ursprünglichen Kugelviertel teilen sich dagegen weiter durch horizontale und vertikale Wände auf (Fig. 3*c*). So entsteht an der Basis des jungen Prothalliums „eine knollige Anschwellung", die auch am erwachsenen Prothallium noch deutlich sichtbar ist, zumal mit dessen fortschreitender Vergrößerung sich im Anschluß an diese Anschwellung die Mittelrippe ausbildet,

deren Vorhandensein schon am jungen Prothallium der augenfälligste Unterschied zu den Prothallien der Polypodiaceen ist. Die Scheitelzelle wird nach Abgabe weniger Segmente aufgeteilt, alsdann durch eine zweite und vielfach noch durch eine dritte gleich der ersten gebaute und orientierte ersetzt, nach deren Aufteilung eine horizontale Scheitelkante das weitere Wachstum besorgt. Normalerweise werden die Segmente durch die zweischneidige Scheitelzelle in der Horizontalen nach rechts und nach links abgegeben, also in derselben Weise wie bei den Polypodiaceen.

Obwohl bereits am sehr jungen Prothallium von *Osmunda regalis* die Mittelrippe deutlich entwickelt ist, entstehen die Archegonien doch erst am ziemlich weit ausgewachsenen Prothallium, d. h. nach etwa 10—12 Wochen. Ebenso viel Zeit vergeht, bis die ersten Antheridien ausgebildet werden, die bei dieser Art meist randständig und weniger fest an die Ventralseite gebunden sind, als es bei den von mir untersuchten Polypodiaceen der Fall war.

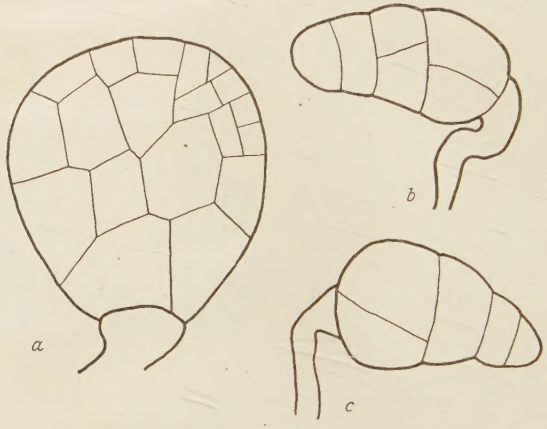

Fig. 3. *Osmunda regalis* (halbschematisch). *a* = etwa 4 Wochen altes Prothallium von oben, *b* und *c* = etwas jüngere Prothallien von der Seite.

B. Aus der Prothallienentwicklung sich ergebende entwicklungsphysiologische Fragestellungen.

Wie schon Leitgeb und Prantl klar erkannt haben, bedürfen überall bei den Farnprothallien zwei ganz getrennte entwicklungsphysiologische Fragen exakter experimenteller Bearbeitung:

a) Welche Einflüsse bedingen am jugendlichen Prothallium die Orientierung und hiermit die Teilungsrichtung der vorüber-

gehend auftretenden und tätigen zweischneidigen, keilförmigen Scheitelzelle? Leitgeb hat, allerdings nur bei *Ceratopteris thalictroides*, vermutet, daß die Schwerkraftrichtung dafür entscheidend ist, leider ohne diese Hypothese auch nur durch einen einzigen Versuch gestützt zu haben. Prantl beschränkte sich auf die Beobachtung, daß das Licht keinen Einfluß auf die Richtung der Scheitelzelle hat.

b) Welche Faktoren bedingen am älteren Prothallium die Dorsiventralität, die sich in der Ausbildung der Mittelrippe, der Archegonien, meist auch der Rhizoiden und der Antheridien kund tut? Nach der herrschenden Ansicht ist die allein dafür maßgebende Bedingung, wie schon betont, das Licht: Die belichtete Seite eines Prothalliums wird stets seine Dorsal-, die beschattete seine Ventralseite.

Von vornherein muß auffallen, daß für die beiden erwähnten entwicklungsphysiologischen Vorgänge zwei ganz verschiedene Außenfaktoren, und zwar allein für sich, in Betracht kommen sollen. Besonders nach den Untersuchungen Fittings über die Induktion der Dorsiventralität bei den Brutkörpern der Marchantieen muß aber mehr als bisher auch bei den Farnprothallien damit gerechnet werden, daß die Induktion nicht ausschließlich durch einen einzigen Außenfaktor bewirkt wird, sondern daß mehrere einseitig gerichtete Außenbedingungen, etwa neben dem Licht auch die Schwerkraft, vielleicht sogar vom Substrat einseitig ausgehende Einflüsse, mehr oder weniger wirksame Induktoren sind. Aus solchen Erwägungen ergaben sich von selbst die Fragestellungen für die vorliegende Arbeit.

Abschnitt II.

Methodik.

Leitgebs (1877, 1879) und Prantls (1879) Arbeiten über die Induktion der Dorsiventralität bei den Farnprothallien kranken, wie bereits hervorgehoben, trotz aller von den Verfassern aufgewandten Sorgfalt an der Unzulänglichkeit der Versuchstechnik. Erst die Methode Fittings (1935a, b, 1937a, b und 1938), die Thalli auf oder zwischen klarem Agar zu züchten, ermöglichte es, das Dorsiventralitätsproblem auch bei den Farnprothallien exakt zu bearbeiten. Immerhin erforderte die Eigenart der Objekte mancherlei methodische Abweichungen, die insbesondere durch die viel längere Versuchsdauer bedingt waren.

1. Nährböden und Kulturgefäße.

Als Nährböden für die Versuche wurden 1proz. oder 2proz. Agarplatten wie bei Fitting (1935) verwandt. Allerdings wurde der Agar nur einmal, durch die Glasnutsche 3, filtriert. Für meine Versuche war der Agar alsdann hinreichend klar. Als Nährlösung wurden zu je 100 ccm Agar je 2 ccm der Stammlösungen I und II nach Knop (vgl. Fitting, 1935a, S. 339) hinzugesetzt, so daß die Agarplatten 0,4 % Gesamtsalze enthielten, eine nach meinen Erfahrungen günstige Konzentration (Bezeichnung: 0,4 % N). Ferner wurden zu je 100 ccm Agarnährboden 10 Tropfen einer 0,025proz. Eisen enthaltenden Verdünnung der offiz. Eisenchloridlösung (= 0,25 % derselben) hinzugefügt (Bezeichnung: $^1/_4$ Fe).

Betreffs der Versuchsgefäße gilt das bei Fitting (1935a) Gesagte.

2. Behandlung des Versuchsmaterials.

Das Sporenmaterial entstammte zum Teil dem Freiland und den Gewächshäusern des Botanischen Gartens in Bonn; es wurde im November 1936 sowie im Sommer 1937 gesammelt. Die Sporen von *Aspidium Filix mas* und *Athyrium Filix femina* wurden im Sommer 1937 in einem Garten in Minden geerntet. Die Sporen wurden in mit Watte verschlossenen Reagenzgläsern in einer auch im Sommer sehr kühlen Dunkelkammer aufbewahrt, in der ich sogar Sporen von *Osmunda regalis* über $^3/_4$ Jahr lang keimfähig halten konnte.

Um möglichst reines Material zu erhalten, wurden die Sporen sofort nach der Ernte durch Müllergaze 20 in der von Döpp (1927) und Orth (1936) angegebenen Weise gesiebt, um Sporangienreste möglichst zu entfernen. Auf diesem Wege gelingt es bis zu einem gewissen Grade, lästige Algen, Pilze usw. auszuschalten.

Trotzdem haften an den Farnsporen noch vereinzelte Algen, und zwar vor allem einzellige Protococcaceen. Bei der Aussaat der Sporen auf Agar spielen sie keine Rolle, weil sie sich nur lokal vermehren können; auch in Nährlösungen schaden sie den Prothallien meist nicht, können aber außerordentlich lästig werden, wenn man Prothallien von Nährlösungen auf Agar überträgt. In den Nährlösungen breiten sich nämlich die Algen über die ganze Flüssigkeit aus; wenn man aus solchen infizierten Nährlösungen Prothallien auf Agar überträgt, treten überall um diese binnen kurzem so viele Algen auf, daß die Prothallien schnell absterben, weil ihnen Licht, Nährsalze, usw. genommen werden, unter Umständen auch die Stoffwechselprodukte der Algen ihnen schaden.

Es schien daher erwünscht, eine Methode ausfindig zu machen, die es gestattet, Sporen in ähnlicher Weise zu sterilisieren wie Samen. In der Literatur (vgl. Pringsheim, 1928) konnte ich Angaben hierüber für Farnsporen nicht finden. Versuche mit einer 2proz. Silbernitratlösung schlugen fehl. Bereits eine halbstündige Einwirkungszeit des Silbernitrats schädigte die Sporen derartig, daß sie nicht mehr keimten, ohne daß jedoch Algen und Pilze mit Sicherheit abgetötet worden wären.

Dagegen sterilisierte Bromwasser in einer Konzentration 1 : 300 die Sporen von *Pteris longifolia* sehr zuverlässig. Die Sporen wurden im Reagenzglas mit Bromwasser kräftig geschüttelt. Nachdem sie von dem Bromwasser auf einer Glasnutsche befreit worden waren, wurden sie auf dieser mit sterilem dest. Wasser gründlich ausgewaschen und daran anschließend mit einer 0,2proz. Lösung von Natriumthiosulfat in einem Reagenzglas kräftig geschüttelt. Nach 20 Minuten wurden die Sporen auf dem Filter nochmals gründlich mit sterilem dest. Wasser ausgewaschen und alsdann mit der Nährlösung in vorher sterilisierte Erlenmeyerkölbchen gespült. Schon eine drei Minuten lange Einwirkung des Bromwassers genügte, um die Algen abzutöten, ohne daß selbst eine Einwirkungszeit von 20 Minuten die Keimfähigkeit

der Sporen verminderte. Selbst nach drei Monate währender Kultur der Prothallien hatten sich im Gegensatz zu nicht mit Bromwasser behandelten Kontrollaussaaten von Farnsporen weder Algen, noch Pilze in den mit Watte verschlossenen Kölbchen entwickelt. Die Prothallien waren durchaus gesund und hatten kräftige junge Farnpflanzen hervorgebracht.

Trotz des nicht unbefriedigenden Ausfalls dieser Versuche habe ich auf eine Sterilisation der Sporen verzichtet, da das hauptsächlich benutzte Sporenmaterial von *Adiantum cuneatum* und *Osmunda* nicht sehr mit Algen verunreinigt war, und da sich die Sporen von *Ceratopteris* sofort auf Agar aussäen ließen, weil ihre Prothallien sich schnell entwickeln.

Anfangs wurden die Sporen für alle Versuche unmittelbar vor Versuchsbeginn auf 1proz. Agar ausgesät. Bei den im Folgenden nicht mitgeteilten Vorversuchen bewährte sich dieses Verfahren aber nicht allgemein, da infolge der langsamen Entwicklung der Polypodiaceen- und Osmundaceenprothallien die Versuche sehr lange dauerten. Daher schrumpften die Agarplatten durch zu starken Wasserverlust so stark, daß die Prothallien vor Versuchsende abstarben. Die Sporen dieser Farne wurden deshalb nur dann auf Agar ausgesät, wenn es sich darum handelte, den Einfluß äußerer Faktoren auf die Orientierung der Scheitelzelle zu untersuchen. Für meine Versuche über die Induktion der Dorsiventralität bei den Prothallien der Polypodiaceen und Osmundaceen war es zweckmäßiger, die Prothallien auf der 0,4proz. Knopschen Nährlösung heranzuziehen; dazu wurden bei 150° C sterilisierte Glasschalen von 15 cm Durchmesser und 5 cm Höhe mit etwa 2 cm weit übergreifenden Deckeln und je 100 ccm Nährlösung verwendet. Die große in den Schalen zur Verfügung stehende Oberfläche bot den Vorteil, daß die Prothallien nicht zu dicht nebeneinander wuchsen, wodurch ihre Entwicklung gehemmt würde.

Aus diesen Schalen wurden die jungen Prothallien in noch zu schildernder Weise auf Agarplatten pikiert, und zwar stets schon lange Zeit, bevor an ihnen, abgesehen von den Rhizoiden, eine morphologische Dorsiventralität deutlich sichtbar geworden war, d. h. bei den Polypodiaceen und bei *Ceratopteris* vor Ausbildung der Mittelrippe. Von *Osmunda regalis*, bei der schon die ganz jungen Prothallien die Mittelrippe ausbilden, wurden stets besonders junge Prothallien von höchstens 1 mm Länge verwendet.

Die Sporen der Polypodiaceen und von *Osmunda* wurden stets, sowohl auf Nährlösung wie auf Agar, in der von Döpp (1927, S. 6) angegebenen Weise mittels eines Siebes aus Müllergaze 20, die von *Ceratopteris* dagegen wegen ihrer Größe mit einem Pinsel ausgesät.

Durch Sporenaussaaten in Abständen von etwa 14 Tagen war stets brauchbares, wenn auch keineswegs immer gleichwertiges Versuchsmaterial vorhanden.

3. Impfung der Agarplatten.

Die Agarplatten impfte ich folgendermaßen. Mit einer sterilen Nadel wurde den Nährlösungen eine Anzahl Prothallien entnommen und in steriles dest. Wasser gebracht. Alsdann wurden unter einem binokularen Mikroskop die geeignet erscheinenden Prothallien freigemacht und auf die Agarplatten übertragen. Dabei achtete ich einerseits darauf, daß möglichst wenige Rhizoiden beschädigt wurden; diese Vorsicht ist aber nicht unbedingt erforderlich, da selbst schwer beschädigte Prothallien, ja Stücke von ihnen gut weiterwachsen, wenn nur einige noch nicht gebräunte Rhizoiden an ihnen vorhanden sind. Andererseits sorgte ich dafür, daß die Prothallien möglichst mit ihren bisherigen Unterseiten der Agaroberfläche auflagen. Diese Methode bewährte sich sehr und wurde daher für meine Versuche über die Induktion der Dorsiventralität bei den Polypodiaceen und Osmundaceen ausschließlich angewendet.

4. Untersuchung der Prothallien.

Zur Auswertung der Versuchsergebnisse wurden die Prothallien unter einem doppelsichtigen Greenough-Mikroskop von Zeiss (Okulare 12,5 ×, Objektive 3 oder 6) genau untersucht, und die Zahl der Archegonien, Antheridien und Rhizoiden auf beiden Seiten jedes einzelnen Prothalliums festgestellt. Notwendigerweise muß man sich dabei darüber klar werden, wann eine Seite als Dorsal- und wann als Ventralseite zu gelten hat. Die Rhizoiden allein bieten dafür keinen Anhaltspunkt; sie bilden sich nämlich auch bei gewöhnlicher Kultur auf Agar in Petrischalen häufig auf beiden Seiten. Ebensowenig scheint die Stellung der Antheridien ausschlaggebend zu sein; berichtet doch eine Reihe von Autoren, wie Bauke (1878), Döpp (1927), Woronew (1892; ref. von Brick in Justs Bot. Jahresber. 1894, 1. Abt., S. 177) u. a., daß Antheridien auch auf den morphologischen Oberseiten der Prothallien auftreten können. Zwar habe ich dies in meinen Versuchen bei den untersuchten Polypodiaceen nie gesehen; da es aber mehrfach erwähnt wird, wenn auch nicht für die von mir untersuchten Arten, schien es mir doch richtiger, lediglich die Stellung der Archegonien als maßgebend für die Beurteilung der Seiten eines Prothalliums anzusehen; denn darin stimmen sämtliche Autoren überein, daß die Archegonien streng an die Ventralseite der Prothallien gebunden sind. Hinzu kommt noch, daß die Antheridien bei *Osmunda* und *Ceratopteris* mehr oder weniger randständig sind, so daß bei diesen Farnen eine Berücksichtigung der Antheridien schon aus diesem Grunde ziemlich wertlos wäre.

Ich bezeichne also als Ventralseite die mit Archegonien besetzte, als Dorsalseite die von Archegonien freie Seite eines Prothalliums. Prothallien mit Archegonien auf beiden Seiten nenne ich isolateral; manchmal trat auf der einen Seite nur ein einziges Archegonium auf. Alsdann entstand die Frage, ob diese Seite Ventralseite, also das Prothallium isolateral ist; denn dieses eine Archegonium könnte unter Umständen bereits bei Versuchsbeginn induziert gewesen sein, insbesondere wenn es sich am basalen Teil des Prothalliums befindet. Wenn die Entstehung des Archegoniums nicht offensichtlich vor Versuchsbeginn lag und wenn der weitere Zuwachs vor dem strittigen Archegonium nicht deutlich das typische Aussehen der Dorsalseite hatte, habe ich gleichwohl solche Prothallien als isolateral bezeichnet. Prantl (1879, S. 713) macht mit Recht darauf aufmerksam, daß man oft schon an ganz jungen, noch einschichtigen Polypodiaceenprothallien nach der Gestalt der Zellen Ventral- und Dorsalseite, wenn auch nicht ganz sicher, unterscheiden kann. Die Zellwände der Ventralseite sind mehr vorgewölbt als die der Dorsalseite, wie überhaupt die Dorsalseite ein „glattes" Aussehen besitzt, auch wenn auf ihr reichlich Rhizoiden entstehen. Ob daher die jungen Prothallien mit Bauke (1878, S. 121) noch als isolateral oder mit Prantl schon als dorsiventral zu bezeichnen sind, ist eine Frage, die sich nur schwer entscheiden läßt.

5. Belichtung.

Die Versuche wurden, soweit sie am Tageslicht stattfanden, in demselben Versuchsgewächshaus angestellt, das Fitting (1935a, S. 343) für seine Versuche mit den Marchantieenbrutkörpern benutzt hat.

Für viele Fragestellungen fand Kunstlicht Verwendung. Auch hier verweise ich auf die Angaben Fittings (1935b und 1937a, S. 170ff.).

Im Laufe der Arbeit stellte sich bei meinen Versuchen mit doppelseitiger Belichtung heraus, daß infolge der großen Lichtempfindlichkeit der Prothallien bereits verhältnismäßig kleine Unterschiede in den einstrahlenden Lichtintensitäten eine große Fehlerquelle bedeuten können. Diese Unterschiede werden durch die verschiedenen Lichtstärken der verwendeten

40 Watt-Lampen und durch die Ungenauigkeit ihrer Einstellung verursacht. Dazu wird oft durch die nicht ganz ebenen Böden der Kühlgefäße das Licht in unberechenbarer Weise gebrochen. Deshalb habe ich in allen Versuchen, bei denen es auf möglichst gleiche Belichtungsintensitäten von oben und von unten ankam, die Lampenabstände von der Versuchsschale nicht nach der Entfernung, sondern mittels einer Photozelle (von Dr. Lange) so eingestellt, daß von oben und von unten annähernd gleiches Licht auf den Agar einfiel. Allerdings lassen sich auch auf diese Weise kleine Unterschiede in den beiderseitigen Belichtungsintensitäten nicht vollkommen ausschalten, wenn die Agarschichten in Deckel und Boden der Petrischalen verschieden dick sind.

Für die Kunstlichtversuche stand mir im gasfreien Versuchsgewächshaus eine Dunkelkammer zur Verfügung, deren Temperatur (23—24° C) Schwankungen über 1° nur selten ausgesetzt war.

6. Klinostatenversuche.

Viele Versuche erforderten eine Drehung der Versuchsschalen um eine horizontale Achse. Dazu dienten mehrere Pfeffersche Uhrwerkklinostaten sowie zwei elektrische Klinostaten nach Overbeck, die sich sehr bewährten; bei den letzteren war es wegen der langen Dauer der Versuche sehr angenehm, daß sie mehr als drei Petrischalen zu drehen vermochten, wenn mehrere kreuzförmige Verlängerungsstücke nach Fitting aufeinander gesetzt wurden. Betreffs der Anbringung der Petrischalen in ringförmigen Topfhaltern am Klinostaten folgte ich den Angaben Fittings (1935a).

Abschnitt III.

Versuche über die Orientierung der Scheitelzelle der jungen Prothallien.

A. Versuche mit Polypodiaceen.

In mannigfacher Weise wurde versucht, die Stellung der Scheitelzelle zu verändern. Für alle diese Versuche wurden die Sporen, wie beschrieben, sofort in Petrischalen auf oder zwischen Nähragar (1 % A + 0,4 % N + $^1/_4$ Fe, vgl. S. 572) ausgesät, die Petrischalen im Versuchsgewächshaus aufgestellt oder gegebenenfalls an die horizontale Klinostatenachse gesetzt.

1. Einseitige Belichtung von oben.

Bei *Adiantum cuneatum* und allen anderen Polypodiaceen (*Aspidium Filix mas*, *Athyrium Filix femina* u. a.) erfolgen in normaler wie in inverser Schalenstellung nach Aussaat der Sporen auf Agar die Teilungen im Protonema stets so, daß die Schneide der Scheitelzelle und die Teilungswände in dieser senkrecht stehen. Ein Unterschied im Aussehen der jungen Prothallien läßt sich bei beiden Versuchsanordnungen nicht feststellen; die Rhizoiden entstehen stets auf der dem Licht abgewandten Seite. Besonders klar wird die senkrechte Lage der Teilungswände, also die horizontale

Teilungsrichtung der Scheitelzelle sichtbar, wenn durch Aussaat der Sporen zwischen Agar (vgl. Fitting, 1935a, S. 353) die Protonemen an der positiv phototropischen Aufkrümmung gehindert werden. Diese verschleiert nämlich häufig die Teilungsrichtung der Scheitelzelle.

2. Einseitige Belichtung von unten.

Von unten belichtet wurde durch schräg nach Süden geneigte Spiegel, die das einfallende Tageslicht nach oben reflektierten. Über diesen Spiegeln wurden die Versuchsschalen mit Sporen auf Agar aufgestellt und darüber innen geschwärzte, außen weiße Pappdeckel gestülpt (vgl. Fitting, 1935a, S. 345).

Auch bei dieser Versuchsanordnung war eine Änderung in der Stellung der Scheitelzelle nicht wahrnehmbar, gleichgültig, ob die Schalen normal oder invers aufgestellt waren: Die jungen Prothallienflächen lagen stets mehr oder weniger dem Agar an. Die Rhizoiden entstanden stets auf der dem Licht abgewandten Seite.

3. Aufhebung der einseitigen Schwerkraftwirkung.

a) Einseitige Belichtung. Sporen auf Agar.

Sehr aufschlußreich waren dagegen Versuche, in denen die auf Agar sich entwickelnden Prothallien von *Adiantum cuneatum*, *Aspidium Filix mas* und *Athyrium Filix femina* dem einseitigen Einfluß der Schwerkraft entzogen waren. In 2 cm hohen Petrischalen wurden die Sporen auf eine etwa 5 mm dicke Nähragarschicht der Bodenschale ausgesät; eine ebenso dicke Agarschicht, aber ohne Nährsalze, enthielt die Deckelschale; je ein Paar solcher Petrischalen wurde in ringförmigen Topfhaltern an die seitlichen Zapfen des kreuzförmigen Verlängerungsstückes der horizontalen, südwärts gerichteten Klinostatenachse in der Weise angesetzt, daß die Schalen in einer zur Horizontalen und zur Klinostatenachse senkrechten Ebene rotierten und entweder ihren Deckel (normale Schalenstellung) oder ihren Boden (inverse Schalenstellung) nach Süden dem vollen Tageslicht zuwandten. Die Sporen, bezw. die jungen Prothallien wurden somit allseitig von der Schwerkraft gereizt. Die nach Norden gerichtete Schalenhälfte und der übergreifende Rand der Petrischale wurden mit schwarzem Papier beklebt, so daß nur von einer Seite (Süden) das volle Tageslicht einfallen konnte. Die Versuchsanordnung entspricht also, wenn wir

die von Fitting (1935a, S. 358) benutzten Symbole[1]) verwenden, bei inverser Schalenstellung der Formel $\frac{}{\text{L S}}$, bei normaler Schalenstellung der Formel $\frac{\text{S}}{\text{L}}$.

Trotz einseitigen Lichteinfalls und einseitiger Substratwirkung zeigten die rotierten Prothallien aller untersuchten Arten bei Einfall des vollen Tageslichtes untereinander ganz verschieden orientierte zweischneidige Scheitelzellen, gleichgültig, ob die Schalenstellung normal oder invers war. Jedoch wurden im Gegensatz zu *Aspidium Filix mas* und *Athyrium Filix femina* bei *Adiantum cuneatum* überhaupt nur bei etwa 50 % der Prothallien Scheitelzellen ausgebildet trotz dreiwöchiger Kultur, einer Zeit, in der bei normaler Kultur auf Agar die Scheitelzelle stets bereits einige Segmente abgegeben hat.

Von diesen *Adiantum*-Prothallien mit Scheitelzellen liegt ein Teil mit der ganzen Fläche dem Substrat an; ein weiterer Teil steht senkrecht zum Substrat, das nur eine Seitenkante berührt; ein ganz kleiner Teil fußt nur mit der basalen Zelle auf ihm. Weitaus die Mehrzahl der Prothallien nimmt dagegen irgendwelche Mittellagen (in den Protokollen als „schräg" bezeichnet) ein, so daß die Segmente in einer zum Substrat mehr oder weniger schrägen Ebene abgegeben werden. Alle diese Keimlinge werden wie bei gewöhnlicher Kultur zu normalen Prothallien; sie legen sich mit der Zeit dem Substrat an. Daß diese Bewegung tropistischer Natur ist, darüber dürfte kein Zweifel bestehen. Es läßt sich aber nicht übersehen, ob hier lediglich Transversalphototropismus vorliegt, den bereits Leitgeb (1879a) und Prantl (1879) den Prothallien zuerkannt haben.

In den anderen etwa 50 % der *Adiantum*-Prothallien, die selbst nach drei bis vier Wochen noch keine Scheitelzellen gebildet hatten, waren zwar auch Zellteilungen erfolgt. Diese verlängerten aber weder das Protonema, noch führten sie ameristisch zur Bildung einer einschichtigen Prothallienfläche, vielmehr gingen aus ihnen Zellkörper eigentümlicher Gestalt hervor (Fig. 4). Unter gewöhnlichen Bedingungen keimen die Sporen von *Adiantum cuneatum*, wie früher bereits geschildert, zu 5—8zelligen fädigen Protonemen aus; diese sind auch noch lange Zeit nach erfolgter Flächenbildung,

1) Es bedeuten: L = Licht; G = Schwerkraft; S = Substrat; demnach z. B.: $\frac{\text{L S}}{\text{G}}$ Licht und Substrat wirken von derselben, die Schwerkraft von der anderen Seite.

häufig sogar selbst an geschlechtsreifen Prothallien deutlich zu erkennen, da die ersten Protonemazellen normalerweise nicht zur Flächenbildung herangezogen werden. Bei den anomalen Prothallien dieser Versuche waren jedoch auch in den älteren Protonemazellen mehrere und zwar verschieden orientierte Teilungen eingetreten. Außer diesen älteren Protonemazellen, die sich nur wenige Male geteilt haben, haben sich auch die jüngeren, und zwar weit häufiger, in allen Richtungen geteilt. Infolgedessen bilden alle Zellen einen

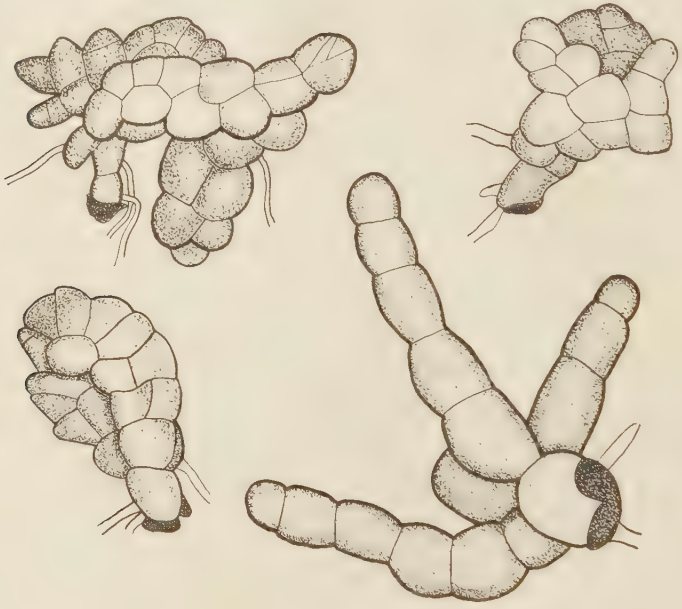

Fig. 4. *Adiantum cuneatum*, anomale Prothallien.

mehr oder weniger unregelmäßig gestalteten Zellhaufen (Fig. 4). Bei den anderen Polypodiaceen habe ich dagegen solche Zellkörper nur selten beobachten können.

Bei älteren anomalen *Adiantum*-Keimlingen übernimmt schließlich eine Zelle die Aufgabe der Scheitelzelle; sie gibt als zweischneidige Scheitelzelle einige Segmente ab und teilt sich danach zu einem Meristem auf, aus dem sich, bei jedem Keimling in anderer Richtung, die einschichtige Zellfläche entwickelt. Ja, in vielen Fällen entsteht nicht nur aus einer Zelle ein solches Meristem, sondern aus mehreren an verschiedenen Stellen; alsdann gehen aus einer Spore mehrere Prothallien hervor, deren zweischneidige Scheitelzellen sich unab-

hängig voneinander in ganz verschiedenen Richtungen teilen. Bald legen sich diese jungen Flächen dem Substrat an, wahrscheinlich wieder infolge von Transversalphototropismus; die dem Licht zugewandte Seite erhält das glatte Aussehen der Dorsalseite und bleibt auch bei noch so langer Kultur stets von Archegonien und Antheridien frei, während die Schattenseite zur morphologischen Ventralseite wird.

Im folgenden sei als Beleg für das vorstehend Gesagte das Protokoll eines Versuches mit *Adiantum cuneatum* mitgeteilt. Alle anderen Versuche mit *Adiantum cuneatum* zeigten ganz Ähnliches. Von diesen unterscheiden sich die Versuche mit *Aspidium Filix mas* und *Athyrium Filix femina* nur durch das Fehlen der anomalen Keimlinge.

Versuch 218. *Adiantum cuneatum*, ausgesät 20. VIII. 1937 auf 1 % A + 0,4 % N + $^1/_4$ Fe, wurde in normaler Schalenstellung bei einseitiger Belichtung an die horizontale Achse des Klinostaten gesetzt.
Ergebnis am 16. IX. 1937:

Zellhaufen	50	49 %
Normale Flächen	53 =	51 %
Davon parallel zum Substrat	9 =	9 %
schräg[1]) zum Substrat	39	37 %
senkrecht zum Substrat	5 =	5 %.

Die Klinostatenversuche bei einseitiger Belichtung durch ungedämpftes Tageslicht mit Sporen auf Agar (zusammen 21 Versuche) zeigen klar, daß bei den geprüften Polypodiaceen offenbar nicht das einseitig einfallende ungedämpfte (Tages-) Licht oder das einseitig einwirkende Substrat, sondern nur die normalerweise einseitig einwirkende Schwerkraft die Orientierung und hiermit auch die Teilungsrichtung der Scheitelzelle bestimmt.

Durch einen Zufall wurde nun aber beobachtet, daß sich die Keimlinge von *Athyrium Filix femina* in einer innen geschwärzten phototropischen Kammer, worin sie in einer Petrischale ausschließlich von einer Seite, also mit sehr abgeschwächtem Tageslicht, horizontal belichtet wurden, senkrecht zur Lichtrichtung stellten, also keinen richtenden Einfluß der von unten wirkenden Schwerkraft mehr erkennen ließen. Da die jungen Protonemen in der Kammer erheblich weniger Licht bekamen als in den Gewächshausversuchen, lag die Vermutung nahe, daß die Prothallien bei schwächerer Belichtung anders reagieren als unter den bisherigen Versuchs-

1) Als „schräg" sind alle anderen Lagen bezeichnet. Die Zahl dieser muß also wesentlich größer sein als die der beiden anderen Gruppen.

bedingungen. Ich habe daher die soeben mitgeteilten Versuche am Klinostaten in der Weise abgeändert, daß ich durch eine auf den Deckel der Versuchsschale geklebte weiße Schreibpapierscheibe das Tageslicht dämpfte und so die Sporen bei geringerer Belichtung keimen ließ. Das Ergebnis dieser Versuche mit *Adiantum cuneatum* und *Athyrium Filix femina* zeigt Tabelle 1.

Tabelle 1.

Sporen auf Agar (1 % A + 0,4 % N + $^1/_4$ Fe) bei einseitiger Belichtung um die horizontale Klinostatenachse rotiert. a) Bei vollem Tageslicht. b) Bei gedämpftem Licht.

	Athyrium Filix femina							*Adiantum cuneatum*	
Versuch	a) 457	b) 456	a) 477	b) 476	a) 495	b) 496	b) 499	a) 498	b) 497
Versuchszeit	24. V.—21. VI. 1938		22. VI.—18. VII. 1938		19. VII.—15. VIII. 1938			19. VII.—15. VIII. 1938	19. VII.—23. VIII. 1938
Prothallienzahl	141	340	322	205	136	159	131	124	151
Flächen parallel zum Substrat	30 = 21 %	260 = 76 %	64 = 20 %	187 = 91 %	13 = 9 %	145 = 91 %	123 = 94 %	17 = 14 %	145 = 96 %
schräg	105 = 75 %	72 = 21 %	255 = 79 %	18 = 9 %	112 = 82 %	11 = 7 %	7 = 5 %	98 = 79 %	6 = 4 %
senkrecht	6 = 4 %	8 = 3 %	3 = 1 %	—	11 = 9 %	3 = 2 %	1 = 1 %	9 = 7 %	—

Während in den vollbelichteten Petrischalen die Scheitelzellen keine bevorzugte Orientierung erkennen ließen (vgl. S. 577 und Tab. 1), waren dagegen die Prothallien in den weniger belichteten Schalen einheitlich (bis zu 94 %) parallel zum Substrat gerichtet. Die Schneiden der Scheitelzellen standen also jetzt parallel zum Lichteinfall.

Ein ganz ähnliches Ergebnis erhält man, wie schon hier erwähnt sei, wenn man den Versuch statt mit Sporen auf Agar mit Sporen zwischen Agar ansetzt. Da demnach das Substrat keine Rolle spielt, muß man aus diesen Versuchen den Schluß ziehen, daß das Licht in diesem Fall an Stelle der einseitig wirkenden Schwerkraft die Richtung der Scheitelzellen induziert. Während also ungeschwächtes helles Tageslicht bei einseitigem Einfall auf die Orientierung der Scheitelzellen bei den von mir untersuchten Poly-

podiaceen keinen, die einseitig einwirkende Schwerkraft dagegen großen Einfluß hat, kommt dem gedämpften Licht eine ausschlaggebende Bedeutung zu: Dieses bestimmt die Richtung der Zellteilungen in den Scheitelzellen so, daß sich die Achse der Kernspindel senkrecht zu seiner Einfallsrichtung einstellt. Weshalb sich eine solche Lichtwirkung nicht auch bei stärkerer Belichtung der Keimlinge bemerkbar macht, ist noch nicht verständlich. Ob also in einseitigem starkem Licht eine photische Umstimmung erfolgt oder die Wirkung eines anderen induzierenden Außenfaktors, etwa der Schwerkraft, verändert wird, läßt sich zur Zeit noch nicht übersehen.

b) Allseitig gleiche Belichtung. Sporen auf Agar.

Die Klinostatenversuche mit einseitiger Belichtung haben bereits klar gezeigt, daß bei den geprüften Polypodiaceen im hellen Tageslicht die Schwerkraft, aber nicht das Licht die Orientierung und hiermit die Teilungsrichtung der Scheitelzelle bestimmt. Dazu kommt bei schwacher Belichtung als weiterer Faktor das einseitig einfallende Licht hinzu, das sogar in diesem Falle der vorherrschende Induktor ist. Wünschenswert war es, mit diesen Prothallien solche zu vergleichen, die sich nur unter dem einseitigen Einfluß des Substrates entwickelt hatten. Zu diesem Zwecke ließ ich die Sporen von *Adiantum cuneatum*, *Aspidium Filix mas* und *Athyrium Filix femina* auf Agar bei allseitiger Belichtung mit ungedämpftem Tageslicht an der horizontalen Klinostatenachse keimen. Die Schalen rotierten so, daß die Flächen der Petrischalen parallel zur horizontalen Klinostatenachse standen. Die Keimlinge zeigten gegenüber den bei einseitiger Belichtung gewachsenen nichts Neues. Auch hier traten also wieder bei *Adiantum cuneatum* in erheblicher Menge, bei den übrigen Arten nur vereinzelt, die merkwürdigen Zellhaufen auf, aus denen sich später in der oben geschilderten Weise Flächen entwickelten. Bei allen Prothallien teilten sich die stets zweischneidigen Scheitelzellen in den verschiedensten Richtungen, so daß die dadurch sich bildenden Flächen dem Substrat teils mehr oder weniger anlagen, teils schräg oder auch senkrecht auf ihm standen.

Bald gewinnt jedoch auch in diesen Versuchen ein Tropismus Bedeutung, wodurch sich die Prothallien nachträglich dem Substrat anlegen; alsdann entstehen Rhizoiden nur auf der dem Substrat abgewandten Seite, während die ihm anliegende vollkommen glatt

wird und das Aussehen der morphologischen Oberseite erhält, eine wichtige Tatsache, auf die schon hier hingewiesen sei. Wenn man den Versuch erst spät untersucht, erweckt daher die gleichmäßige Anlagerung der Prothallienflächen an das Substrat den Anschein, als ob dieses die Orientierung der Scheitelzellen induziert habe. Nach den mitgeteilten Beobachtungen ist das aber nicht der Fall.

c) Einseitige Belichtung, Sporen zwischen Agar.

In Versuchen, in denen Sporen bei einseitiger Belichtung durch ungedämpftes Tageslicht und allseitiger Schwerkraftwirkung zwischen Agar keimten, erhielt ich ebensowenig einheitliche Orientierungen der Scheitelzellen wie bei den entsprechenden Versuchen mit Sporen auf Agar. In solchen Versuchen mit gedämpftem Tageslicht waren die Prothallien dagegen, wie bereits berichtet (S. 580), einheitlich senkrecht zum Lichteinfall orientiert, wie es die analogen Versuche mit Sporen auf Agar erwarten ließen.

Alle bisher besprochenen Versuche zeigen, daß in hellem Tageslicht allein die Schwerkraft es ist, die bei den untersuchten Polypodiaceen die Stellung der Scheitelzelle und hiermit ihre Teilungsrichtung bestimmt; und zwar kann alsdann die Schwerkraft weder durch einseitige Licht-, noch durch einseitige Substratwirkung, noch durch beides ersetzt werden. Nur bei schwachem Tageslicht kann auch die Lichtrichtung die Scheitelzelle orientieren; ja, in diesem Fall überwindet sie sogar die einseitige Schwerkraftwirkung.

Aber auch wenn die als richtend erkannten Faktoren vollkommen fehlen, werden Scheitelzellen ausgebildet, jedoch alsdann ohne eine bestimmte Richtung.

4. Aufhebung der einseitigen Substratwirkung durch Aussaat der Sporen zwischen Agar bei allseitiger Belichtung, aber einseitiger Schwerkraftwirkung.

Wenn der Schluß, den wir aus den besprochenen Versuchen gezogen haben, daß die Richtung der Scheitelzelle durch die Schwerkraft bestimmt werden kann, richtig ist, muß die Scheitelzelle der jungen Prothallien bei ausschließlich einseitig wirkender Schwerkraft ihre Schneide parallel zur Richtung dieser Kraft stellen, ihre Segmente also in einer horizontalen Ebene nach rechts und links abgeben.

Um dies zu prüfen, wurden Petrischalen mit zwischen Agar ausgesäten Sporen von *Adiantum cuneatum* und *Athyrium Filix femina* zwischen zwei halbmatten 100 Watt Osram D Nitra-Lampen so aufgestellt, daß die Sporen dauernd von oben und von unten möglichst genau gleich belichtet waren. Eine ziemlich hohe Belichtungsintensität war notwendig (etwa 800—1000 Lux von jeder Seite), weil sich bald herausstellte, daß die jungen Keimlinge zur Flächenbildung wesentlich mehr Licht beanspruchen als die älteren Prothallien zum weiteren Wachstum. Leider war mit der Verwendung so starker Glühbirnen bei kleinen Abständen (etwa 25—30 cm) von den Versuchsschalen trotz der stets verwendeten Kühlgefäße der Nachteil einer ungewöhnlich starken Erwärmung der Prothallien verbunden. Dadurch dürfte das Versuchsergebnis zwar nicht wesentlich beeinflußt worden sein; immerhin traten aber bei beiden geprüften Arten in gewisser Zahl (vgl. Tab. 2) Mißbildungen von ähnlicher Gestalt auf wie bei den Versuchen mit allseitiger Schwerkraftwirkung bei *Adiantum cuneatum*. Sie müssen in jenem Fall wohl auf diese zu starke Erwärmung zurückgeführt werden.

Tabelle 2.

Versuche mit Sporen zwischen Agar und zwischen zwei Glühbirnen.

Art	*Adiantum cuneatum*	*Athyrium Filix femina*
Versuchszeit	26. X.—8. XI. 1937	17. I.—1. II. 1938
Belichtung in Lux: von oben	950	980
Belichtung in Lux: von unten	950	980
Prothallienzahl	136	143
Anomal	18 = 13 %	20 = 14 %
Flächen: horizontal	113 = 83 %	120 = 83 %
Flächen: schräg	5 = 4 %	1 = 1 %
Flächen: senkrecht	—	2 = 2 %

Die Versuche hatten sämtlich gleiches Ergebnis. Trotz allseitigem Lichteinfall und allseitig wirkendem Substrat waren die jungen Prothallienflächen infolge der richtenden Wirkung der Schwerkraft überwiegend (83 %) horizontal orientiert (Tab. 2); d. h. die Schneiden der Scheitelzellen standen lotrecht, ihre Teilungsrichtung war also horizontal.

Somit erweist es sich als richtig, daß bei den Prothallien der untersuchten Polypodiaceen in hellem Licht allein die Schwerkraft die Orientierung der Scheitelzelle bestimmt; daran kann trotz der aufgetretenen Mißbildungen (etwa 12—15 %) kein Zweifel sein. Die Annahme liegt ja, wie gesagt, sehr nahe, daß diese Mißbildungen in den Kunstlichtversuchen nicht in dem Mangel eines richtenden Außenfaktors, sondern in den sehr unnatürlichen sonstigen Versuchsbedingungen ihre Ursache haben. In den Kunstlichtversuchen zwischen zwei 100 Watt-Lampen herrschen nach meinen Messungen bei den verwendeten Lampenabständen von 25—30 cm in der Umgebung der Petrischalen Temperaturen um 30° C, Temperaturen, die nach den Angaben einiger Autoren (Orth, 1935) das Optimum schon übersteigen. Bei *Osmunda regalis* ist die Entstehung solcher Zellhaufen lediglich auf Versuche dieser Art beschränkt. Bei *Athyrium Filix femina* sind selbst in Klinostatenversuchen am Tageslicht mit Sporen zwischen Agar, also in allseitig gleichen Bedingungen, solche Zellhaufen nur selten entstanden, vielmehr in größerer Zahl nur in den Kunstlichtversuchen, in denen die Schwerkraft doch einseitig wirkt. Nach alledem scheint mir also der Schluß berechtigt, daß diese Bildungen in den Kunstlichtversuchen zum großen Teil auf die hohe Temperatur, vielleicht verbunden mit Sauerstoffmangel zurückzuführen sind.

— — — —

Ergebnis aller Versuche mit den jungen Keimlingen der Polypodiaceen ist somit: Bei den geprüften Polypodiaceen wird die Scheitelzelle, die als solche auch ohne richtende Außenfaktoren entsteht, im ungedämpften Tageslicht nur durch die Schwerkraft gerichtet und zwar so, daß sich ihre Schneide in die Lotrichtung einstellt, ihre Teilungen also in der Horizontalen erfolgen. Das Licht hat nur dann Einfluß auf die Stellung der Scheitelzelle, wenn die Prothallien schwach einseitig belichtet werden; die Schneide stellt sich alsdann in die Richtung des einfallenden Lichtes, die Schwerkraftwirkung wird also durch das schwache Licht überwunden. Bei starker einseitiger Belichtung ist dagegen die Lichtrichtung ebenso ohne Einfluß wie das Substrat in starkem oder schwachem Licht. Bei *Adiantum cuneatum* traten in großer Zahl anomale Bildungen (Zellhaufen) auf, wenn die Kulturen um die horizontale Klinostatenachse rotierten, also der einseitigen Schwerewirkung entzogen waren, dagegen bei *Aspidium Filix mas* und *Athyrium Filix femina* nur selten in größerer Zahl.

B. Versuche mit *Ceratopteris thalictroides*.

Ähnliche Versuche wie mit den Polypodiaceen *Adiantum cuneatum*, *Aspidium Filix mas* und *Athyrium Filix femina* habe ich auch mit der Parkeriacee *Ceratopteris thalictroides* angesetzt. Da nach der schon früher erwähnten Vermutung Leitgebs (1879a) die Schwerkraft die Orientierung der Scheitelzelle, und zwar, im Gegensatz zu den Polypodiaceen, mit horizontaler Schneide bestimmen soll, war es naheliegend, zunächst einmal ihr nachzugehen.

In den Versuchen mit *Ceratopteris* muß besonders darauf geachtet werden, daß man wirklich nur die jüngsten Keimungsstadien berücksichtigt. Denn wenn die Prothallien eine gewisse Größe erreicht haben, kann sich ihre Lage infolge von nunmehr auftretendem Transversalphototropismus erheblich verändern, oft durch Drehung ihrer ganzen Fläche, so daß flüchtige Betrachtung leicht zu falschen Schlüssen führt.

Wieder wurden zunächst die auf Agar ausgesäten Sporen bei einseitiger Belichtung (vgl. S. 576) mit ungedämpftem Tageslicht um die horizontale Klinostatenachse gedreht. Von den Versuchen dieser Art, die sämtlich ganz übereinstimmende Ergebnisse hatten, sei nur der folgende wiedergegeben:

Versuch 314. 12. XI. bis 15. XII. 1937. *Ceratopteris thalictroides*, Sporen auf 1 % A + 0,4 % N + $^1/_4$ Fe ausgesät. Die Kultur wurde bei einseitiger Belichtung mit hellem Tageslicht im Gewächshaus um die nach Süden gerichtete Klinostatenachse gedreht. Von 257 Keimlingen standen zum Substrat

senkrecht (wie unter natürlichen Bedingungen) . .	51	Flächen	= 20 %
parallel	42	„	= 16 %
in allen Richtungen schräg	164	„	= 64 %.

In einem gleichzeitigen Kontrollversuch unter normalen Bedingungen, also mit einseitiger Schwerkraftwirkung, waren die Flächen der jungen Prothallien dagegen fast ausnahmslos senkrecht zum Substrat gerichtet. Der Versuch zeigt, daß die Scheitelzellen der Prothallien bei allseitiger Schwerewirkung nicht mehr übereinstimmend gerichtet werden. Weder das einseitig wirkende Substrat, noch das einseitig einfallende Licht reichen also bei *Ceratopteris thalictroides* im ungedämpften Tageslicht zur Orientierung der Scheitelzellen aus. Wie Versuche mit Sporen auf Agar bei Drehung an der horizontalen Klinostatenachse und allseitiger Belichtung im Gewächshaus gezeigt haben, ist es für das Ergebnis daher auch unwesentlich, ob das helle Licht einseitig oder allseitig wirkt.

Wenn unter den angegebenen Versuchsbedingungen wirklich nur die Schwerkraft die Richtung der Scheitelzellen an den jungen Prothallien von *Ceratopteris* bestimmt, müssen ihre Flächen bei einseitig wirkender Schwerkraft auch dann wie bei Kultur unter natürlichen Bedingungen orientiert sein, d. h. senkrecht stehen, wenn das Licht und das Substrat allseitig auf die Keimlinge einwirken. Versuche dieser Art wurden ganz wie bei *Adiantum cuneatum* angesetzt. Als Beispiel gebe ich das Protokoll eines solchen wieder:

Versuch 397. 2. III. bis 9. III. 1938. *Ceratopteris thalictroides*. Sporen zwischen 2 % A + 0,4 % N + $^1/_4$ Fe und zwischen Licht: $\frac{1000}{1000}$ Lux.

Flächen senkrecht (wie unter natürlichen Bedingungen) .	235	= 90 %
„ wagerecht	17	= 7 %
„ schräg	8	= 3 %.

Ganz ähnliche Ergebnisse hatten noch mehrere gleiche Versuche: Stets standen die jungen Zellflächen der Prothallien senkrecht. Zellhaufen oder sonstige Mißbildungen fehlten hier wie auch in allen anderen Versuchen mit diesem Farn vollständig. Nur bei 15 cm Abstand der unteren Lampe traten ähnliche Anomalien auf wie in den Versuchen mit *Adiantum*, ein Beweis für die Richtigkeit meiner Vermutung, daß diese Zellhaufen hier die Folgen zu starker Erwärmung sind.

Hiermit ist die bloße Vermutung Leitgebs wenigstens für Aussaaten im hellen Licht bewiesen, daß bei *Ceratopteris thalictroides* „die Schwerkraft in den ersten Stadien der Keimung" „einen orientirenden Einfluß auf das Wachsthum ausübt" (Leitgeb, 1879a, S. 4): Bei allseitiger Schwerewirkung am hellen Tageslicht wird die Scheitelzelle nicht orientiert.

Nachdem sich herausgestellt hatte, daß bei den Polypodiaceenkeimlingen in gedämpftem Tageslicht die Lichtrichtung für die Stellung der Scheitelzelle von ausschlaggebender Bedeutung ist (vgl. S. 580), lag es nahe, diese Frage auch bei *Ceratopteris* zu untersuchen. Entsprechende Versuche (vgl. S. 580) ergaben folgendes.

Versuch 505 und 506. 10. VIII. bis 23. VIII. 1938. *Ceratopteris thalictroides*, Sporen auf 1 % A + 0,4 % N + $^1/_4$ Fe ausgesät. Die Schalen rotierten im Gewächshaus bei einseitiger Belichtung nebeneinander um dieselbe horizontale Klinostatenachse. Auf den Deckel von 505 wurde eine Scheibe weißen Schreibpapiers geklebt. Auf 506 fiel dagegen das ungedämpfte Tageslicht ein. Die Keimlinge standen zum Substrat:

	in 505	in 506
senkrecht	86 = 49 %	39 = 28 %
parallel	75 = 44 %	84 = 62 %
in allen Richtungen schräg	13 = 7 %	13 = 10 %
insgesamt	174 Prothallien	136 Prothallien.

Leider sind die Unterschiede in den Versuchsergebnissen nicht sehr groß. Eine Vergleichung der Versuche 505 und 506 zeigt jedoch trotzdem das Wesentliche. Auch bei *Ceratopteris* hat also anscheinend in schwachem Licht die Lichtrichtung einen Einfluß auf die Orientierung der Scheitelzelle und zwar in der Weise, daß sich die Schneide der Scheitelzelle senkrecht zu ihr stellt, d. h. ihre Teilungen in der Ebene des einfallenden Lichtes vonstatten gehen. Leider sind die Versuche nicht zahlreich genug, um genauere Angaben hierüber machen zu können. Aus verschiedenen Gründen war mir eine eingehende Untersuchung bei dieser Gattung nicht möglich.

C. Versuche mit *Osmunda regalis*.

Wesentlich anders als die Polypodiaceen und die Parkeriacee verhielten sich die Keimlinge von *Osmunda regalis*. Die Petrischalen mit Sporen auf Agar wurden bei einseitiger Belichtung, wie für *Adiantum cuneatum* (S. 576) beschrieben, an die horizontale Klinostatenachse gesetzt, so daß die Schwerkraft die jungen Prothallien allseitig reizte. Im Gegensatz zu allen Versuchen mit den Polypodiaceen- und Parkeriaceenkeimlingen im ungedämpften Tageslicht waren die jungen Prothallien von *Osmunda regalis* in diesen Versuchen von Anfang an fast ausnahmslos so gestellt, daß ihre Flächen dem Substrat anlagen; die Teilungen der Scheitelzelle hatten also in einer zum Substrat parallelen Ebene stattgefunden.

Auch als die Schalen statt bei einseitiger mit allseitiger Belichtung um die horizontale Klinostatenachse rotierten, so daß nur noch das Substrat einseitig wirkte, lag schon in den jüngsten Keimungsstadien weitaus die Mehrzahl der Prothallien dem Substrat an. Als Beispiel sei das Protokoll eines derartigen Versuches bei allseitig wirkendem Licht mitgeteilt:

Versuch 237. 6. IX. bis 22. IX. 1937. *Osmunda regalis*, Sporen auf 1 % A + 0,4 % N + $^1/_4$ Fe ausgesät, wurde bei allseitiger Belichtung um die horizontale Klinostatenachse gedreht.

Von 266 Prothallien waren orientiert:			
parallel zum Substrat	240	Prothallien	= 90 %
senkrecht zum Substrat	12	,,	= 5 %
schräg zum Substrat	14	,,	= 5 %.

Mehrere derartige Versuche hatten stets ganz ähnliche Ergebnisse: In allen Versuchen waren im Mittel etwa 90 % der Prothallien so gerichtet, daß sie dem Substrat anlagen. Nur etwa 10 % zeigten andere Orientierungen ihrer Scheitelzellen, ein Prozentsatz, der nur selten überschritten wurde. Offenbar ist also bei *Osmunda regalis* bereits der Einfluß des einseitig wirkenden Substrates ausreichend für die Orientierung der jungen Zellflächen und hiermit der Scheitelzellen, aus denen sie hervorgehen.

Ob bei ungedämpftem Tageslicht auch die Lichtrichtung für die Orientierung der Scheitelzellen und hiermit der jungen *Osmunda*-Prothallien in Betracht kommt, sollten Versuche an der horizontalen Klinostatenachse bei einseitiger Belichtung, aber mit Sporen zwischen Agar zeigen. Die Petrischalen wurden wie bei allen anderen Klinostatenversuchen mit einseitiger Belichtung an die seitlichen Zapfen des kreuzförmigen Verlängerungsstückes der nach Süden gerichteten Klinostatenachse so angesetzt, daß die eine Schalenhälfte nach Süden gerichtet war; die nach Norden gerichtete wurde mit schwarzem Papier beklebt, so daß nur einseitig von Süden Licht einfallen konnte. Diese Versuche zeigten, daß bei *Osmunda regalis* im Gegensatz zu den jungen Prothallien der Polypodiaceen und der Parkeriacee das einseitige ungedämpfte Licht die Orientierung der Scheitelzelle bestimmt: Von 150 Prothallien eines Versuches waren mindestens 90 % in der zu den Schalenböden parallelen, also zum Licht senkrechten Ebene ausgebildet. Da nur das Licht in diesen Versuchen einseitig wirkte, kann hier allem Anschein nach auch bloß dieses der richtende Faktor gewesen sein. In Übereinstimmung mit den übrigen untersuchten Farnen kommt also auch hier dem Licht eine richtende Wirkung zu. Diese Wirkung ist bei *Osmunda* jedoch von größerer Bedeutung als bei jenen, da sie auch bei hellem Licht zur Geltung kommt[1]).

Durch den Nachweis, daß bei den Polypodiaceen und der Parkeriacee wenigstens in hellem Licht die Schwerkraft für die Orientierung der Scheitelzelle ausschlaggebend ist, war natürlich

1) Ich weise ausdrücklich darauf hin, daß alle diese Versuche in allen Jahreszeiten gleich ausfielen. Z. T. fanden sie mit den verschiedenen Gattungen gleichzeitig nebeneinander statt.

die Frage sehr wichtig geworden, ob sie für die Keimlinge von *Osmunda regalis* bedeutungslos ist oder ob sie auch hier die Richtung der Fläche bestimmen kann. Darüber gibt ein Versuch zwischen zwei Glühbirnen (Osram D-Lampen 100 Watt) mit Sporen zwischen Agar Auskunft.

Versuch 309. 8. XI. bis 22. XI. 1937. *Osmunda regalis*, Sporen zwischen Agar. Gleiche Belichtung von oben und von unten (etwa je 950 Lux).
Es waren orientiert:

horizontal	91 Prothallien	= 96 %
in anderen Richtungen	4 ,,	= 4 %.

Außerdem waren 4 Prothallien anomal ausgebildet.

Dieser Versuch zeigt auch bei *Osmunda regalis* die Bedeutung der Schwerkraft für die Richtung der Scheitelzelle: Wie bei den Klinostatenversuchen allein durch das einseitig einwirkende Substrat oder durch das einseitig einwirkende Licht ist in diesem Versuch allein durch die Schwerkraft eine Orientierung der Scheitelzellen erfolgt.

Im Gegensatz zu den Versuchen mit *Adiantum cuneatum* fehlen auch bei *Osmunda regalis* anomale Bildungen fast vollständig. Die wenigen beobachteten dürften, wie bereits früher (S. 584 u. 586) erörtert, wieder eine Folge zu starker Erwärmung sein, da sie fast nur in Kunstlichtversuchen bei Verwendung von 100 Watt-Lampen in kleinen Lampenabständen auftraten.

Da das Substrat die Orientierung der Scheitelzelle nur bei *Osmunda regalis*, aber bei keinem der anderen untersuchten Farne bestimmt, liegt die Frage sehr nahe, ob bei *Osmunda* dafür vielleicht gar nicht ein Außenfaktor, sondern eine bei der Aussaat aus irgendwelchen Gründen bevorzugte Lage der kugeltetraëdrischen Sporen auf dem Agar verantwortlich ist. Wenn das richtig wäre, müßten die jungen Prothallien auch bei Aussaat zwischen Agar und Kultur in allseitig gleichen Bedingungen eine bevorzugte Richtung zeigen. Entsprechende Versuche hatten jedoch etwa folgendes Ergebnis.

Versuch 341. 15. XII. 1937 bis 19. I. 1938. *Osmunda regalis*, Sporen zwischen Agar, Drehung um die horizontale Klinostatenachse bei allseitig wirkendem Tageslicht.
Von 201 Prothallien lagen die Flächen in einer zum Schalenboden

schrägen Ebene bei	160 Prothallien	= 80 %
senkrechten Ebene bei	19 ,,	= 9 %
parallelen Ebene bei	22 ,,	= 11 %.

Die Richtungen der Prothallien waren in diesem Versuch, also unter allseitig gleichen Bedingungen, ganz verschieden. (Unter „schräg" sind alle Wachstumsrichtungen zusammengefaßt, die nicht

unter senkrecht oder parallel fallen. Bei den Prothallien mit „schräger" Lage war eine bevorzugte Orientierung nicht zu erkennen.) Daraus ergibt sich, daß die Stellung der Scheitelzellen in den Versuchen mit einseitig wirkendem Substrat oder Licht oder beidem keineswegs durch die Lage der Sporen im Keimbett, sondern ebenso wie bei den Polypodiaceen und der untersuchten Parkeriacee nur durch Außenfaktoren bestimmt wird. Während aber bei diesen in ungedämpftem Tageslicht die Schwerkraft der alleinige Induktor ist, kommen bei *Osmunda regalis* als weitere wirksame Faktoren noch das Licht und das Substrat in Betracht. Welcher dieser drei Faktoren unter verschiedenen Bedingungen vorwiegend wirkt, und wie ihr Stärkeverhältnis ist, wurde nicht ermittelt.

Bei sämtlichen untersuchten Farnen hat sich also der große Einfluß der Schwerkraft auf die Orientierung der Scheitelzelle in den jüngsten Entwicklungsstadien der Prothallien gezeigt: Sie bestimmt in starkem Licht bei allen drei untersuchten Familien ihre Orientierung. Als weiterer richtender Faktor macht sich der Einfluß des einseitig einfallenden Lichtes geltend, und zwar bei *Osmunda* in starkem, bei den Polypodiaceen und *Ceratopteris* dagegen nur in gedämpftem Licht. Auch das einseitig wirkende Substrat vermag, allerdings nur bei *Osmunda regalis*, die Scheitelzelle zu richten.

Abschnitt IV.

Versuche über die Induktion der Dorsiventralität.

Bei den Farnprothallien galt bisher die Induktion der Dorsiventralität als eine ausschließliche Lichtwirkung. Wenn dies tatsächlich der Fall wäre, müßten die Prothallien bei gleichmäßiger allseitiger Belichtung auf beiden Seiten das gleiche Aussehen erhalten. In meinen bereits früher mitgeteilten (S. 581) Klinostatenversuchen hatte sich aber gezeigt, daß bei allseitig gleichmäßiger Belichtung keineswegs solche Prothallien, etwa mit Rhizoiden auf beiden Seiten, auftreten, sondern Prothallien, bei denen die Rhizoiden seltsamerweise auf der dem Substrat abgewandten Seite entstehen.

A. Orientierende Versuche mit *Adiantum cuneatum* im Tageslicht.

Die ersten Versuche galten vor allem der Suche nach einem geeigneten Objekt. Zwar hätten im Prinzip Prothallien beliebiger

Farnarten für die Versuche Verwendung finden können; es war aber wünschenswert, solche Arten auszuwählen, deren Sporen verhältnismäßig rein von Pilzsporen, Algen u. dgl. waren und deren Prothallien möglichst schnell geschlechtsreif wurden, damit ihre Anzucht auf den Nährlösungen (vgl. S. 573ff.) und die Versuche selbst nicht allzu lange Zeit in Anspruch nahmen; mit längerer Versuchsdauer wächst auch die Wahrscheinlichkeit der Verunreinigung mit Algen usw., wodurch die Prothallien stark geschädigt werden können.

Als besonders geeignet erwies sich *Adiantum cuneatum*. Das Sporenmaterial war ziemlich rein von Algen; es ließ sich leicht aus den Gewächshäusern des Botanischen Gartens in Bonn beschaffen; die Entwicklung der Prothallien geht verhältnismäßig schnell vonstatten, und schließlich sind die Prothallien sehr symmetrisch, eine angenehme Eigenschaft bei der Auswertung der Versuche.

Schon bei den ersten Versuchen mit dieser Art im Gewächshaus am Tageslicht wurden beachtenswerte Erkenntnisse gewonnen. Stets wurden dafür, wie bereits früher ausführlich mitgeteilt (S. 573ff.), 8 Wochen alte, noch völlig einschichtige Prothallien von höchstens $1^1/_2$ mm Länge auf den Agar übertragen und im Gewächshaus belichtet.

1. Belichtung von oben.

Bei normaler Schalenstellung und Belichtung von oben wurde stets die dem Licht abgewandte Unterseite zur Ventralseite. Wurden jedoch solche Schalen invers gestellt, so zeigte sich schon nach einigen Wochen, daß die Prothallien hinter denen der normal gestellten Schale im Wachstum zurückblieben, weil der größte Teil der Rhizoiden auf der dem Licht und dem Substrat abgewandten Seite entstand und in den leeren feuchten Raum hineinwuchs, wodurch die Nahrungsaufnahme natürlich erschwert wurde. Auch die Geschlechtsorgane traten, wie nach den Literaturangaben zu erwarten war, bei sämtlichen Prothallien auf der vom Licht abgewandten Seite auf. Der Versuch zeigt zwar, daß das Licht tatsächlich Dorsiventralität induzieren kann; er schließt aber nicht aus, daß auch noch andere Faktoren, z. B. die Schwerkraft, als Induktoren in Frage kommen.

2. Belichtung von unten.

Für solche Versuche wurde die von Fitting (1935a, S. 345) benutzte Anordnung · Spiegelbelichtung der mit innen geschwärzten

Pappdeckeln zugedeckten Kulturschalen (vgl. S. 576) von unten — verwendet.

Auch der Ausfall dieser Versuche erweckte zunächst den Anschein, als sei allein das Licht induzierender Faktor der Dorsiventralität. Gleichgültig, ob die Kulturschalen normal oder invers aufgestellt worden waren, wurden in mehreren solchen Versuchen ausnahmslos die Dorsalseiten der Prothallien zum Licht hin, also nach unten ausgebildet, während Rhizoiden, Archegonien und Antheridien auf der Schattenseite entstanden. Bei ausschließlicher Belichtung von einer Seite wird also unter allen Umständen die vom Licht abgekehrte Seite des Prothalliums zur Ventralseite. Sollten noch weitere Faktoren an der Induktion der Dorsiventralität beteiligt sein, so sind sie jedenfalls gegenüber dem Einfluß des Lichtes von geringerer Bedeutung.

3. Belichtung von beiden Seiten.

Würde allein das Licht die Dorsiventralität der Farnprothallien induzieren, so müßten bei gleichmäßiger Belichtung von oben und von unten isolaterale Prothallien entstehen. Daß Prothallien mit Archegonien auf beiden Seiten, sogar in Gewächshauskulturen, gelegentlich vorkommen, war mir aus der Literatur bekannt (Bauke, 1878; Leitgeb, 1879a u. a.); auch hatte ich selbst mehrfach in den Gewächshäusern des Botanischen Gartens solche isolateralen Prothallien an Epiphytenkästen gefunden. Ich ging daher darauf aus, sie experimentell zu gewinnen. Zu diesem Zwecke habe ich die Lichtdifferenz, in der ich die Prothallien wachsen ließ, zunächst einmal dadurch vermindert, daß ich auf die zenithwärts blickenden Schalenhälften der über Spiegeln aufgestellten Petrischalen Scheiben weißen Papiers verschiedener Stärke klebte. Das Seitenlicht wurde durch mit Gummiringen befestigte „Gürtelbänder" aus schwarzem Papier ausgeschaltet. Von unten wurde also durch Spiegel, von oben sowohl mit dem das Papier durchdringenden, als auch mit dem von ihm reflektierten Tageslicht belichtet; stets war jedoch, wie mehrfache Messungen mit einer Photozelle ergaben, das von unten einfallende Licht etwas stärker als das Oberlicht. In jedem Versuch wurde von zwei mit Papier aus demselben Bogen beklebten Petrischalen die eine normal, die andere invers gleichzeitig nebeneinander aufgestellt.

Wenn an der Induktion der Dorsiventralität außer dem Licht noch andere Faktoren beteiligt sind, die etwa nur wegen der überaus

großen Lichtempfindlichkeit der Prothallien sich bisher nicht bemerkbar gemacht haben, so müßten sie in Erscheinung treten, wenn nur die Lichtdifferenz hinreichend vermindert wird; andernfalls müßte man schließlich isolaterale Prothallien erhalten.

Diese einfachen Versuche waren sehr aufschlußreich; haben sie doch die Vermutung bestätigt, daß tatsächlich bei den Farnprothallien noch andere Faktoren als das Licht an der Induktion der Dorsiventralität beteiligt sind. Vergleicht man die Versuchsergebnisse in Tabelle 3 miteinander, so sieht man, daß es keineswegs gleichgültig ist, ob die Schalen normal oder invers gestellt werden. Bei normaler Schalenstellung ist bei der Mehrzahl der Prothallien die Dorsalseite nach unten gerichtet, also dem stärkeren Licht zugewandt. Dagegen kehrt bei inverser Schalenstellung der weitaus größere Teil der Prothallien dem von unten einfallenden stärkeren Licht die Ventralseite zu.

Führen wir jetzt die Symbole Fittings ein, so entsprächen unter der Annahme, daß die Dorsiventralität allein durch das Licht induziert werde, diesen Ergebnissen die Formeln: bei normaler Schalenstellung $\frac{}{\mathrm{L}} = \frac{\mathrm{u}}{\mathrm{o}}$ und bei inverser Schalenstellung $\frac{}{\mathrm{L}} = \frac{\mathrm{o}}{\mathrm{u}}$. Das wäre jedoch ein Widerspruch. Da die Versuche mit normaler und inverser Schalenstellung stets nebeneinander, d. h. unter den gleichen Bedingungen angestellt worden sind, bleibt kein anderer Schluß übrig, als daß hier außer dem Licht mindestens noch ein weiterer Faktor als Induktor der Dorsiventralität wirksam war. Dieser bisher unbekannte Induktor kann nur das Substrat sein; denn nur seine Einwirkungsrichtung ist in den Versuchen verschieden; nur so finden demnach die außerordentlich voneinander abweichenden, ja sich widersprechenden Versuchsergebnisse bei inverser und bei normaler Schalenstellung ihre Erklärung. Ganz ebenso, wie es Fitting (1935a, 1937b) bei den keimenden Brutkörpern der Marchantieen gefunden hat, induziert das Substrat auch bei den Farnprothallien offenbar die Dorsalseiten zu sich hin. Anders wird es nicht verständlich, daß bei inverser Schalenstellung die Dorsalseiten zenithwärts, bei normaler hingegen bodenwärts gerichtet sind. Induzierte das Substrat, wie man zunächst erwarten sollte, die Ventralseiten zu sich hin, entspräche also die Substratinduktion der Formel $\frac{}{\mathrm{S}} = \frac{\mathrm{o}}{\mathrm{u}}$, so würden die Ver-

Tabelle

Adiantum cuneatum, Prothallien auf Agar. Kulturschalen von unten durch papier. Gleich dicke Agarschicht in Deckel- und Bodenschale.

	a)					
Versuch	173	174	230	229	246	245
Versuchszeit	5. VI.—16. VII. 1937		27. VIII.—13. IX. 1937		14. IX.—15. X. 1937	
Schalenstellung	invers	normal	invers	normal	invers	normal
Prothallienzahl	39	40	33	33	41	35
Dorsalseite nach oben	28 = 71 %	—	32 = 97 %	7 = 21 %	39 = 95 %	3 = 9 %
Isolateral	11 = 29 %	2 = 5 %	1 = 3 %	5 = 15 %	1 = 2,5 %	2 = 5 %
Dorsalseite nach unten	—	38 = 95 %	—	21 = 64 %	1 = 2,5 %	30 = 86 %

suche genau umgekehrt ausgefallen sein; d. h. bei inverser Schalenstellung müßten die Dorsalseiten der Prothallien erdwärts, bei normaler dagegen zenithwärts gerichtet sein. Das Gegenteil ist aber der Fall.

Um von vornherein dem Einwand zu begegnen, das von unten einfallende Licht sei in den normal aufgestellten Schalen schwächer als das von oben einfallende, weil doch das Licht bei dieser Schalenstellung zunächst die Agarschicht durchdringen muß, in den invers aufgestellten dagegen stärker als das von oben einfallende gewesen, wurden jedesmal Deckel und Boden mit gleich dicken Agarschichten beschickt. Dadurch wuchsen die Prothallien in den normal und invers aufgestellten Schalen wenigstens annähernd bei gleichen Lichtdifferenzen. Wenn nur diese für die Ausbildung der Dorsiventralität maßgebend wären, müßten übrigens die Ergebnisse der Versuche meinen Befunden genau entgegengesetzt ausfallen: Die Dorsalseiten müßten nämlich in den invers aufgestellten Petrischalen nach unten gerichtet sein, weil das stärkere Licht von unten einfällt. Aber selbst in einem Versuch, bei dem die nach oben gekehrte Bodenschale mit dickem weißem Schreibpapier beklebt wurde, so daß die Belichtung von unten sicher wesentlich stärker war als von oben,

3.

Spiegel belichtet, von oben mit Papier abgeschirmt. a) Dünnes; b) dickeres Schreib-Substrat: 1 % A + 0,4 % N + $^1/_4$ Fe.

b)

141	138	170	169	236	235	186	417	405
5. V.—1. VI. 1937		2. VI.—21. VI. 1937		2. IX.—27. IX. 1937		5. VI.—16. VII. 1937	26. III.—26. IV. 1938	12. III.—25. IV. 1938
invers	normal	invers	normal	invers	normal	invers	invers	normal
9	38	31	29	39	41	38	47	46
9 = 100 %	2 = 5 %	24 = 75 %		33 = 84 %	5 = 12 %	37 = 98 %	21 = 45 %	12 = 26 %
—	13 = 35 %	7 = 25 %	17 = 58 %	5 = 13 %	6 = 15 %	1 = 2 %	18 = 38 %	10 = 22 %
—	23 = 60 %	—	12 = 42 %	1 = 3 %	30 = 73 %	—	8 = 17 %	24 = 52 %

waren noch immer 97$^1/_2$ % der Prothallien mit den Ventralseiten dem stärkeren von unten einfallenden Licht zugewandt.

Weiterhin fällt auf, daß auch bei normaler Schalenstellung (vgl. Tab. 3), wobei Licht und Substrat doch gleichsinnig wirken, noch isolaterale Prothallien auftreten, also Prothallien mit Archegonien auf beiden Seiten, ja sogar solche, die ihre Ventralseiten dem stärkeren Licht zuwenden. Außerdem sind fast stets bei normaler Schalenstellung weniger Prothallien mit ihren Dorsalseiten nach unten als bei inverser nach oben orientiert; besonders groß ist dieser Unterschied z. B. in dem Versuchspaar 169/170 (Tab. 3). Hier bleibt nur der Schluß übrig, daß außer dem Licht und dem Substrat noch ein dritter Induktor wirksam ist, der unter Umständen jenen die Wage hält oder sogar ihre gegensinnige Induktion überwindet, wie vor allem Versuch 229 (Tab. 3) zeigt. Dieser Faktor, der die Dorsalseiten der Prothallien zenithwärts zu richten strebt, kann nur die Schwerkraft sein.

Erst wenn man auch noch diesen Faktor als weiteren Induktor in Betracht zieht, vermag man den Ausfall der Versuche recht zu verstehen. Betrachtet man sie nämlich noch einmal mit Berücksichtigung der Schwerkraft, so ergibt sich, daß bei normaler Schalen-

stellung und stärkerer Belichtung von unten Licht und Substrat gegensinnig zur Schwerkraft wirken, in Formel geschrieben: $\frac{}{\text{L G S}} = \frac{\text{u o u}}{\text{o u o}}$. Dagegen wirken bei inverser Schalenstellung Schwerkraft und Substrat gemeinsam gegensinnig zum Licht: $\frac{\text{S}}{\text{L G}} = \frac{\text{o u o}}{\text{u o u}}$. Vergleicht man die Versuchsergebnisse mit diesen Formeln, so sieht man die Richtigkeit des Schlusses, daß außer dem Licht auch das Substrat und die Schwerkraft Induktoren der Dorsiventralität sein müssen.

Allerdings fallen zwischen den einzelnen Versuchen sehr große Unterschiede auf, so besonders zwischen 405 und 417 einerseits und den übrigen Versuchen andererseits, ferner das vollständige Fehlen isolateraler Prothallien in Versuch 186 (Tab. 3), dagegen ihr großer Prozentsatz in den Versuchen 169 und 229 (Tab. 3); ja, in 229 und 405 vermochte sich sogar die Schwerkraft bei 21 % bezw. 29 % der Prothallien durchzusetzen, die ihre Ventralseiten dem Licht zuwendeten, also nicht der Induktion durch Licht und Substrat entsprachen. Die Unstimmigkeiten zwischen den Versuchsergebnissen deuten darauf hin, daß die Empfindlichkeit der Prothallien für einen oder mehrere der Induktoren von irgendwelchen äußeren Bedingungen (z. B. der Temperatur oder der Lichtintensität) in noch unbekannter Weise abhängig ist. Erwähnenswert in dieser Beziehung ist, daß die Versuche 169 und 229 in die Schönwetterperioden im Juni und Anfang September 1937 fallen, der Versuch 186 dagegen in die kühlen und trüben ersten Julitage. Vielleicht spielt auch die Vorbehandlung der Prothallien eine wesentlichere Rolle bei ihrem Verhalten, als wir zurzeit annehmen; z. B. brauchte die Induktion der Dorsiventralität nicht unter allen Umständen so labil zu sein, wie die Literaturangaben glauben machen. Natürlich bedürfen diese Fragen genauerer Untersuchung (vgl. dazu Abschnitt V).

Das Hauptergebnis dieser einfachen Tageslichtversuche ist: Außer dem Licht spielen als weitere Induktoren der Dorsiventralität sowohl das Substrat, als auch die Schwerkraft eine Rolle. Das Substrat induziert die Dorsalseiten zu sich hin, die Schwerkraft die Ventralseiten nach unten. Selbstverständlich waren noch Versuche erforderlich, in denen die Induktoren voneinander getrennt wurden, um ihre Einzelwirkungen noch klarer hervortreten zu lassen.

B. Versuche über die Substratinduktion am Klinostaten im Tageslicht.

1. *Adiantum cuneatum.*

Um allein den Substrateinfluß einseitig wirksam zu machen, wurde folgender Weg beschritten. In Boden und Deckel einer Petrischale wurde je eine etwa gleich dicke Agarschicht gegossen, hierauf die Bodenschale in der üblichen Weise mit jungen Prothallien so beimpft, daß sie nach der Impfung möglichst mit den bisherigen Unterseiten der Agarschicht anlagen. Dadurch konnte bei Drehung solcher Schalen um die horizontale Klinostatenachse eine ziemlich gleichmäßige allseitige Belichtung der Prothallien und auch eine allseitige Reizung durch die Schwerkraft erreicht werden. Wurden die Schalen etwa drei bis vier Wochen lang am Klinostaten im Gewächshaus am Tageslicht gedreht, so erhielt ich Ergebnisse wie in Tabelle 4. In sämtlichen Versuchen waren bei der überwiegenden Zahl der Prothallien (von 17 Versuchen in 15: 80—97 %, in 2: 50—54 %) die Archegonien und die Antheridien auf der dem Substrat abgewandten Seite entstanden; die dem Substrat zugekehrten Seiten der Prothallien waren also deren Dorsalseiten geworden.

In diesen Versuchen lag der größte Teil der Prothallien auch bei Versuchsende dem Substrat völlig an. Bei einem kleinen Teil (höchstens 30 %) war das aber nicht der Fall. Weil die jungen Prothallien vor der Impfung für die Versuche auf den Nährlösungen dicht gedrängt gewachsen sind, neigen sie oft mehr oder weniger zu Verkrümmungen; daher heben sie sich zum Teil vom Substrat ab. Trotzdem waren auch bei der Mehrzahl dieser vom Substrat abgehobenen Prothallien die Dorsalseiten zum Agar hin gerichtet. Das ist jedoch nicht etwa ein Anzeichen dafür, daß das Substrat auch in den ihm nicht anliegenden Prothallien Dorsiventralität zu induzieren vermag. Denn ob es dies kann, hängt wohl von dem Zeitpunkt ab, in dem sich die Prothallien abheben. Wenn das erst spät geschieht, also die Dauer der einseitigen Einwirkung des Substrates lang genug war, werden die Prothallien im Sinne dieser Induktion dorsiventral, d. h. sich mit den Dorsalseiten zum Substrat hin ausbilden. Ein kleinerer Teil der vom Substrat abgehobenen Prothallien ist isolateral oder kehrt ihm sogar seine Ventralseiten zu. Diese Prothallien weisen auf Nachwirkungen einer physiologischen, morphologisch aber noch nicht sichtbaren Dorsiventralitätsinduktion hin, die schon in den ganz jungen Prothallien vor deren

Tabelle

Adiantum cuneatum, Prothallien auf Agar am Klinostaten im Gewächshaus.

Versuch	88	119	151	152	155	178	187	194
Versuchszeit	9. III.— 31. III. 1937	8. IV.— 10. V. 1937	10. V.— 3. VI. 1937	10. V.— 2. VI. 1937	11. V.— 7. VI. 1937	7. VI.— 27. VI. 1937	24. VI.— 15. VII. 1937	27. VI.— 21. VII. 1937
Prothallienzahl	20	36	36	38	30	34	28	36
Dorsalseiten zum Agar	16 = 80 %	18 = 50 %	34 = 95 %	35 = 92 %	26 = 87 %	29 = 85 %	26 = 93 %	31 = 87 %
Isolateral	4 = 20 %	18 = 50 %	2 = 5 %	2 = 5 %	2 = $6^1/_2$ %	3 = 9 %	2 = 7 %	5 = 13 %
Dorsalseiten vom Agar weg	—	—	—	1 = 3 %	2 = $6^1/_2$ %	2 = 6 %	—	—

Impfung erfolgt ist (vgl. dazu Abschn. V). Die isolateralen dürften dadurch entstanden sein, daß eine solche Nachwirkung einer verhältnismäßig kurzen antagonistischen Substratinduktion gerade die Wage hielt, wenn bei ihnen nicht überhaupt alle Dorsiventralitätsinduktionen gefehlt haben sollten.

Tabelle 5.

Adiantum cuneatum. Prothallien auf Agar im Gewächshaus. Substrat: 1 % A + 0,4 % N + $^1/_4$ Fe. a) Prothallien in Boden und Deckel. b) Bodenschale mit Pauspapier beklebt. c) Bodenschale mit dickem Schreibpapier beklebt.

	a)	b)					c)	
Versuch	177	172	193	244	276	310	202	228
Versuchszeit	7. VI.— 27. VI. 1937	7. VI.— 27. VI. 1937	27. VI.— 15. VII. 1937	14. IX.— 11. X. 1937	12. X.— 12. XI. 1937	12. XI.— 6. XII. 1937	20. VII.— 26. VIII. 1937	27. VIII.— 23. IX. 1937
Prothallienzahl	39	27	33	44	39	56	36	29
Dorsalseiten zum Agar hin	39 = 100 %	24 = 89 %	29 = 91 %	28 = 64 %	32 = 82 %	53 = 95 %	12 = 32 %	10 = 34 %
Isolateral	—	3 = 11 %	—	11 = 25 %	5 = 13 %	1 = 1,5 %	21 = 55 %	11 = 38 %
Dorsalseiten vom Agar weg	—	—	4 = 9 %	5 = 11 %	2 = 5 %	2 = 3,5 %	3 = 8 %	8 = 28 %

4.

Substrat: 1 % A + 0,4 % N + $^1/_4$ Fe; in 232 und 254: 2 % A + 0,4 % N + $^1/_4$ Fe.

195	203	225	260	311	356a	427	232	254
20. VII.— 19. VIII. 1937	20. VII.— 19. VIII. 1937	22. VIII.— 15. IX. 1937	23. IX.— 14. X. 1937	12. XI.— 6. XII. 1937	13. I.— 10. II. 1938	11. IV.— 7. V. 1938	27. VIII.— 18. IX. 1937	22. IX.— 14. X. 1937
42	38	32	57	51	24	37	37	50
40 = 95 %	35 = 92 %	26 = 81 %	53 = 93 %	49 = 96 %	23 = 97 %	30 = 81 %	20 = 54 %	47 = 94 %
1 = $2^1/_2$ %	3 = 8 %	2 = 6 %	3 = 5 %	2 = 4 %	1 = 3 %	6 = 16 %	10 = 27 %	1 = 2 %
1 = $2^1/_2$ %	—	4 = 13 %	1 = 2 %	—	—	1 = 3 %	7 = 19 %	2 = 4 %

Die in Tabelle 4 mitgeteilten Versuche beweisen also auch bei den Farnprothallien die (im Sinne Fittings) positive Dorsiventralitätsinduktion durch das Substrat. Um aber ganz sicher zu gehen und den Einwand auszuschließen, die Bodenschale habe mehr Licht als die Deckelschale durchgelassen, habe ich weiter sowohl die Boden-, als auch die mit Nähragar beschickte Deckelschale zu je einer Hälfte mit Prothallien beimpft. In diesen Versuchen wurde die Dorsiventralität bei sämtlichen Prothallien ganz einheitlich so induziert (vgl. Tab. 5a), daß sie ihre Dorsalseiten dem Substrat zukehrten.

Ebensowenig brachte eine unter die Bodenschale geklebte Papierscheibe aus gelblichem Pauspapier trotz der dadurch doch recht erheblichen Lichtabschwächung zugunsten des durch die Deckelschale einfallenden Lichtes eine Änderung des Ergebnisses; auch jetzt wurden wieder die dem Substrat zugekehrten Seiten die Dorsalseiten der Prothallien (vgl. Tab. 5b). Wurde dagegen eine Scheibe dicken Schreibpapiers unter die Bodenschale geklebt, so konnte sich das Substrat gegenüber der so entstandenen größeren gegensinnig wirkenden Lichtdifferenz nicht mehr eindeutig durchsetzen (vgl. Tab. 5c).

Zum Vergleich wurden Prothallien an der horizontalen Klinostatenachse in folgender Weise einseitigem Licht ausgesetzt. Die Klinostatenachse wurde nach Süden gerichtet; an den seitlichen Zapfen des kreuzförmigen Verlängerungsstückes wurden die Ver-

suchsschalen in ringförmigen Topfhaltern so befestigt, daß die Deckelschale, bezw. bei inverser Schalenstellung die Bodenschale nach Süden blickte. Die nach Norden gerichtete Schalenseite wurde mit schwarzem Papier beklebt. Solche Versuche zeigten lediglich den induzierenden Einfluß des einseitig einfallenden Lichtes; d. h. bei normaler wie bei inverser Schalenstellung wurden bei mehr als 97 % der Prothallien die dem Licht zugekehrten Seiten die Dorsalseiten.

2. Prothallien der anderen Farne.

Entsprechende Versuche mit den Prothallien der anderen untersuchten Polypodiaceen hatten ganz ähnliche Ergebnisse wie die mit *Adiantum cuneatum* (vgl. Tab. 6a).

Ja, sogar bei den Angehörigen anderer Familien (der Osmundacee und der Parkeriacee) zeigte sich in allen Versuchen die positive Dorsiventralitätsinduktion durch das Substrat, also derart, daß ihm die Dorsalseiten der Prothallien anlagen, z. B. bei *Osmunda regalis* bei etwa 80 % der Prothallien (vgl. Tab. 6b, Versuche 199, 201, 277). Um aber auch hier ganz sicher zu gehen, habe ich wieder Prothallien in Boden und Deckel derselben Petrischale geimpft mit dem Erfolg (Tab. 6b, Versuch 209), daß nun 92 % nur auf der vom Substrat

Tabelle

Prothallien auf Agar (1 % A + 0,4 % N + $^1/_4$ Fe).

Art	a) *Athyrium Filix femina*		*Aspidium Filix mas*	b) *Osmunda*		
Versuch	247 I	356 b	247 II	199	201	277
Versuchszeit	15. IX.— 11. X. 1937	13. I.— 10. II. 1938	15. IX.— 11. X. 1937	17. VII.— 16. VIII. 1937	17. VII.— 16. VIII. 1937	12. X.— 12. XI. 1937
Versuchsanordnung	Prothallien in Bodenschale auf Nähragar Gleich dicke Agarschicht in Deckelschale					
Prothallienzahl	32	15	14	28	33	34
Dorsalseiten zum Agar	20 = 63 %	15 = 100 %	14 = 100 %	23 = 82 %	26 = 79 %	27 = 80 %
Isolateral	12 = 37 %	—	—	5 = 18 %	7 = 21 %	5 = 14 %
Dorsalseiten vom Agar weg	—	—	—	—	—	2 = 6 %

abgewandten Seite Archegonien ausbildeten. Das gleiche Ergebnis hatte ein Versuch (Tab. 6b, Versuch 286), wobei auf die Bodenschale eine Scheibe Pauspapiers geklebt worden war.

Da schon die ersten Versuche mit *Ceratopteris thalictroides* (Tab. 6c) gleiches Ergebnis hatten wie bei den übrigen Arten, habe ich bei dieser Art von weiteren Versuchen abgesehen.

Welches der induzierende Faktor im Substrat ist, läßt sich vorläufig nicht entscheiden. Nach entsprechenden Versuchen mit 2proz. und 3proz. Nähragar als Kultursubstrat ist wohl die Agarkonzentration für die Dorsiventralitätsinduktion auch bei den Prothallien gleichgültig. Die Mehrzahl der Prothallien wandte auch in diesen Versuchen die Dorsalseiten dem Substrat zu (z. B. *Adiantum cuneatum* auf 2 % A: Dorsalseiten zum Agar hin 94 %; 3 % A: 92 %).

Ferner ist der Dorsiventralität induzierende Faktor auch bei den Farnprothallien mit Sicherheit nicht ein spurenweise im Agar enthaltenes Hormon; denn Versuche, in denen statt Nähragar mit Knopscher Nährlösung getränktes Kieselsäurehydrogel (Herstellung siehe Fitting, 1937b, S. 260ff.; die Platten enthielten 0,4 % Gesamtsalze und $^1/_4$ Fe) als Substrat verwendet wurde, hatten das

6.

Versuche am Klinostaten im Gewächshaus.

regalis		c) *Ceratopteris thalictroides*				
209	286	269	301	302	343	428
21. VII.— 26. VIII. 1937	15. X.— 23. XI. 1937	11. X.— 26. XI. 1937	30. X.—30. 11. 1937		20. XII.— 19. I. 1938	11. IV.— 29. IV. 1938
Prothallien in Boden und Deckel	Bodenschale mit Pauspapier	Prothallien in Bodenschale auf Agar Gleich dicke Agarschicht in Deckel				
25	36	20	53	43	44	37
23 = 92 %	33 = 92 %	20 = 100 %	49 = 93 %	40 = 93 %	38 = 86 %	36 = 97 %
1 = 4 %	2 = 5 %	—	3 = 5 %	1 = 2 %	3 = 7 %	1 = 3 %
1 = 4 %	1 = 3 %	—	1 = 2 %	2 = 5 %	3 = 7 %	—

gleiche Ergebnis wie die Versuche mit dem Nähragar: Die Mehrzahl der Prothallien lag mit ihren Dorsalseiten dem Substrat an (*Adiantum cuneatum* 94 %, *Athyrium Filix femina* 75 %, *Osmunda regalis* 98 %; die Mehrzahl der restlichen Prothallien war isolateral). Versuche mit Kieselsäurehydrogel ohne Nährsalze als Substrat blieben leider erfolglos, weil die Prothallien sich auf solchen Platten kaum weiter entwickeln. Jedoch ist nach dem Verhalten der Marchanticenbrutkörper bei einseitiger Substratinduktion durch nährsalzfreies Kieselsäurehydrogel (vgl. Fitting, 1937b, S. 263ff.) auch bei den Farnprothallien kaum zu erwarten, daß die Nährsalze oder gar das Eisen induzierende Faktoren im Substrat sind.

C. Versuche über die Schwereinduktion im künstlichen Licht.

Daß eine Dorsiventralitätsinduktion durch die Schwerkraft erfolgt, daran läßt sich ja nach den Tageslichtversuchen (Tab. 3) kaum noch zweifeln. Eine solche Wirkung der Schwerkraft war übrigens von vornherein um so wahrscheinlicher, als diese, wie ich gezeigt habe, für die Richtung der Scheitelzelle an den jungen Prothallien vorwiegend (Polypodiaceen und *Ceratopteris*) oder neben anderen Faktoren (*Osmunda regalis*) maßgebend ist. In den Tageslichtversuchen könnte es sich allerdings bei der vermuteten Schwerewirkung auch um die Nachwirkung irgendeiner vor Versuchsbeginn erfolgten und daher von mir unbeachtet gebliebenen Induktion gehandelt haben (vgl. Abschn. V). Daher war es notwendig, auch die Schwereinduktion noch eindeutiger zu beweisen.

Am einfachsten war es, dafür die beimpften Petrischalen so zwischen zwei Glühbirnen (Osram Nitra Opal 40 Watt) aufzustellen, daß von beiden Seiten dauernd die gleiche Lichtmenge einfiel. Diese Versuchsanordnung bietet den Vorteil, daß man von den Schwankungen des Tageslichtes unabhängig ist. Auch ließen sich diese Versuche in bedeutend kürzerer Zeit als im Gewächshaus beenden, da die Prothallien infolge der Dauerbelichtung bereits nach 14—20 Tagen Archegonien und Antheridien entwickelten.

1. Versuche mit *Adiantum cuneatum*.

Bei normaler Schalenstellung machte sich an Prothalienkulturen auf Agar zwischen Dauerlicht gleicher Intensität wider Erwarten die induzierende Wirkung des Substrates geltend. Nach

den Vorversuchen mit doppelseitiger, freilich von unten stärkerer Belichtung mit Tageslicht (vgl. S. 595) wäre doch anzunehmen gewesen, daß, wenn auch nicht sehr deutlich, die Schwereinduktion hervorträte. Denn dort hatte sich die Schwerkraft wenigstens bei einem Teil der Prothallien stets bemerkbar gemacht, und zwar als Antagonist gegenüber den untereinander gleichsinnig wirkenden Induktionen a) einer zwar nur kleinen Lichtdifferenz zugunsten der Belichtung von unten und b) des Substrates. In den Kunstlichtversuchen waren dagegen bei normaler Schalenstellung an mindestens 80 % der Prothallien die Dorsalseiten dem Substrat zugekehrt (Tab. 7a). Die Tatsache aber, daß trotz solcher überwiegenden Substratinduktion doch immerhin noch einige (5—20 %) Prothallien isolateral wurden oder sogar (bis 9 %) ihre Ventralseiten dem Agar zuwandten, scheint mir ein Beweis dafür zu sein, daß an der Induktion der Dorsiventralität auch die Schwerkraft beteiligt ist.

Tabelle 7.

Adiantum cuneatum. Prothallien auf Agar (1 % A + 0,4 % N + $^1/_4$ Fe). a) Zwischen Licht. b) Über Licht Osram Nitra Opal 40 W.

	a) Zwischen Licht gleicher Stärke					b) Über Licht	
Versuch	165	240	259	128	164	129	112
Versuchszeit	24. V. – 11. X. 1937	6. IX.— 22. IX. 1937	23. IX.— 11. X. 1937	28. IX.— 22. V. 1937	21. V.— 10. VI. 1937	28. IV.— 24. V. 1937	6. IV.— 28. IV. 1937
Lampenabstand ungefähr cm	40 / 25	25 / 25	25 / 25	25 / 25	40 / 25	25	25
Schalenstellung	normal			invers		invers	normal
Prothallienzahl	35	43	46	40	32	37	20
Dorsalseite nach oben	—	4 = 9 %	1 = 2 %	39 = 98 %	30 = 94 %	—	—
Isolateral	6 = 18 %	2 = 5 %	—	1 = 2 %	1 = 3 %	3 = 8 %	—
Dorsalseite nach unten	29 = 82 %	37 = 86 %	45 = 98 %	—	1 = 3 %	34 = 92 %	20 = 100 %

Aber freilich war in diesen Versuchen die Schwereinduktion noch nicht hinreichend klar erkennbar. Die Feststellung, daß in den invers aufgestellten und von unten belichteten Kulturen isolaterale Prothallien auftreten, die in den normal aufgestellten, aber sonst

ebenso behandelten Schalen fehlten und auch bei ausschließlicher Belichtung von oben niemals beobachtet wurden, zeigt nur, daß das Substrat bei ausschließlicher Belichtung von einer Seite nicht imstande ist, sich gegenüber dem antagonistisch wirkenden einseitigen Licht ganz durchzusetzen. Isolaterale Prothallien treten nur dann in einseitig belichteten Kulturen auf, wenn das Substrat und die Schwerkraft gemeinsam gegensinnig zum einseitig einfallenden Licht wirken, wie es bei inverser Schalenstellung und Lichteinfall von unten eben der Fall war.

Daher waren Versuche notwendig, die unter Ausschluß der Licht- und der Substratinduktion womöglich allein den Einfluß der Schwerkraft zeigen. Sehr erfreulich ist es, daß die Prothallien lange Zeit auch zwischen Agar, wenn auch viel langsamer als auf ihm, wachsen. Derartige Kulturplatten wurden in der von Fitting (1935a, S. 353) beschriebenen Weise hergestellt und verwendet. Nachdem die Prothallien wie üblich auf sie übertragen worden waren, wurden die Schalen gleicher Belichtung von oben und von unten ausgesetzt; die Belichtungsintensitäten wurden wieder mit dem Photometer von Dr. Lange täglich kontrolliert und nötigenfalls Lichtunterschiede ausgeglichen.

In allen Versuchen dieser Art (siehe Tab. 8) sind bei der überwiegenden Mehrzahl der Prothallien [55[1]) bis 100 %] die erdwärts gerichteten Seiten zu Ventralseiten geworden, gleichgültig, ob für die Versuche 1 % oder 2 % Agar verwendet wurde. Weshalb in diesen Versuchen bis zu 30 % Prothallien mit Dorsalseiten nach unten vorkommen, läßt sich vorläufig noch nicht klar übersehen.

Diese Versuche zeigen jedenfalls in Übereinstimmung mit den aus Tabelle 3 gezogenen Schlüssen, daß auch bei den Farnprothallien als Induktor der Dorsiventralität neben dem Licht und dem Substrat die Schwerkraft wirksam ist. Wie weit ihr Einfluß von weiteren Umweltsfaktoren bestimmt wird, läßt sich noch nicht übersehen. Genauere Untersuchungen darüber, ob verschieden hohe Wärme- und vielleicht auch verschieden hohe Lichtstimmung die Schwereempfindlichkeit der Prothallien verändern, werden wohl erfolgreich sein; die Tageslichtversuche mit Belichtung von beiden Seiten bieten gewisse Anhaltspunkte dafür. Solche Untersuchungen werden allerdings durch die offenbar geringe Schwereempfindlichkeit der Prothallien sehr erschwert werden. Aber auch zwischen den

1) Nur 55 % in dem Versuch mit etwas stärkerer Belichtung von unten.

Tabelle 8.

Adiantum cuneatum, Prothallien zwischen Agar (2 % A + 0,4 % N + $^1/_4$ Fe), gleiche Belichtung von oben und von unten.

Versuch	176	180	196	206	216	231	251	369[1])
Versuchszeit	7. VI.—28. VI. 1937	11. VI.—28. VI. 1937	28. VI.—20. VII. 1937	20. VII.—19. VIII. 1937	20. VIII.—24. IX. 1937	27. VIII.—13. IX. 1937	20. IX.—18. X. 1937	26. I.—10. II. 1938
Belichtung in Lux von oben	Gleiche Lampenabstände[2])					460	600	480
Belichtung in Lux von unten						460	600	520
Prothallienzahl	19	30	38	38	30	29	36	38
Dorsalseite nach oben	14 = 75 %	28 = 94 %	35 = 93 %	24 = 63 %	24 = 80 %	24 = 83 %	36 = 100 %	21 = 55 %
Dorsalseite nach unten	3 = 15 %	1 = 3 %	1 = 2 %	8 = 21 %	2 = 7 %	5 = 17 %	—	11 = 29 %
Isolateral	2 = 10 %	1 = 3 %	2 = 5 %	6 = 16 %	4 = 13 %	—	—	6 = 16 %

Ergebnissen der Versuche im künstlichen Licht (Tab. 8) zeigen sich recht erhebliche Schwankungen, deren Ursachen auf Verschiedenheiten im physiologischen Zustand der verwendeten Prothallien beruhen können. Keinesfalls lassen sie sich auf die morphologische Ungleichwertigkeit des Materials zurückführen; denn stets wurden in den Versuchen mit *Adiantum cuneatum* Prothallien verwendet, an denen eine morphologisch sichtbare Dorsiventralität, abgesehen von den Rhizoiden, noch nicht ausgebildet war: Bei der Impfung waren die Prothallien höchstens 1,5 mm lang und 0,5 mm breit; bei Versuchsende betrug ihre Länge mindestens 4 mm, ihre Breite etwa 4—5 mm. Hinzu kommt, daß häufig der älteste, basale Teil des Prothalliums bei Versuchsende abgestorben ist und daß er überhaupt nur selten zur Ausbildung des geschlechtsreifen Prothalliums beiträgt.

Ganz ähnliche Ergebnisse wie die Versuche mit *Adiantum cuneatum* hatten mehrere entsprechende Versuche mit *Athyrium Filix femina*. Bei 71—80 % der Prothallien waren die Dorsalseiten zenithwärts gerichtet. Die Mehrzahl der übrigen Prothallien war

1) Die Prothallien wurden bei Versuch 369 in die Bodenschale wie bei den anderen Versuchen geimpft; alsdann wurde jedoch die Kultur invers gestellt (s. S. 612).

2) Belichtung nicht mit Photometer kontrolliert.

in diesen Versuchen isolateral. Auch bei diesem Farn induziert also die Schwerkraft mit Sicherheit Dorsiventralität.

2. Versuche mit *Ceratopteris thalictroides*.

Auf gleiche Weise wie bei *Adiantum cuneatum* gelang auch bei *Ceratopteris thalictroides* der Nachweis der Dorsiventralitätsinduktion durch die Schwerkraft. Infolge der raschen Entwicklung dieser Prothallien konnten hier die Sporen sofort zwischen Agar ausgesät werden. Nach etwa drei bis vier Wochen waren bei der Mehrzahl der Prothallien in den von beiden Seiten gleichmäßig belichteten Petrischalen die Dorsalseiten der Prothallien zenithwärts gerichtet (Tab. 9, 62—84 %). Allerdings können bei der Auswertung solcher Versuche nur die horizontal gestellten Flächen berücksichtigt werden. Viele Prothallien liegen nämlich auch in anderen Ebenen; bei diesen war eine transversalphototropische Krümmung nicht mehr möglich, weil sie inzwischen in den Agar hineingewachsen waren und sich infolgedessen nicht entsprechend der Lichtrichtung hatten einstellen können. Diese Prothallien sind oft sehr stark verkrümmt und deshalb für die Auswertung unbrauchbar. Ebenso müssen alle Prothallien unberücksichtigt bleiben, die sich gegenseitig beschatten. Sieht man von allen diesen Fällen ab, so ist selbst dann die Schwere-

Tabelle 9.

Ceratopteris thalictroides. Sporenaussaaten zwischen Agar (2 % A + 0,4 % N + $^1/_4$ Fe). Gleiche oder annähernd gleiche Belichtung von oben und von unten.

Versuch	335	347	388	395	444	451	468
Versuchszeit	10. XII.— 18. XII. 1937	20. XII.— 6. I. 1938	18. II.— 1. III. 1938	1. III.— 14. III. 1938	4. V.— 31. V. 1938	19. V.— 21. VI. 1938	3. VI.— 21. VI. 1938
Belichtung in Lux von oben	520	900	1150	1000	550	470	300
Belichtung in Lux von unten	520	900	1150	1100	650	500	300
Prothallienzahl	51	119	76	44	55	34	50
Dorsalseite nach oben	35 = 69 %	98 = 82 %	58 = 76 %	27 = 62 %	40 = 73 %	29 = 85 %	42 = 84 %
Dorsalseite nach unten	12 = 24 %	13 = 11 %	15 = 20 %	14 = 32 %	9 = 16 %	2 = 6 %	7 = 14 %
Isolateral	4 = 7 %	8 = 7 %	3 = 4 %	3 = 6 %	6 = 11 %	3 = 9 %	1 = 2 %

wirkung deutlich, wenn das von unten einfallende Licht um 100 Lux stärker ist als das von oben einfallende (z. B. Tab. 9, Versuch 395).

3. Versuche mit *Osmunda regalis*.

Wesentlich schwieriger als bei *Adiantum cuneatum* und *Ceratopteris thalictroides* war der Nachweis der Schwereinduktion bei *Osmunda regalis*. Bei künstlicher Belichtung von beiden Seiten und Kultur der Prothallien auf Agar setzte sich eindeutig die Substratinduktion durch, wenngleich vereinzelte isolaterale Prothallien auf die Wirksamkeit irgendeines dem Substrat entgegenwirkenden Faktors hindeuteten. Aus unersichtlichen Gründen wachsen leider die Prothallien von *Osmunda regalis* im Gegensatz zu allen anderen von mir untersuchten Farnen zwischen Agar sehr schlecht; dabei war es gleichgültig, ob 1 % oder 2 % Agar verwendet wurde. Außerdem falteten sich die Prothallien zwischen Agar fast stets der Länge nach ein, so daß von einer gleichmäßigen Belichtung beider Prothallienseiten alsdann keine Rede mehr sein konnte und die Archegonien in der Falte entstanden, die ja die weniger belichtete Seite war. Nur ganz vereinzelt erschienen in diesen Versuchen ungefaltete Prothallien. Diese trugen ihre Archegonien, wenn sie überhaupt solche ausbildeten, fast ausnahmslos auf der erdwärts gerichteten Seite (32 Prothallien von 34 mit Archegonien).

Natürlich konnte auf Grund so dürftiger Ergebnisse nicht entschieden werden, ob die Schwerkraft auch bei *Osmunda regalis* Dorsiventralitätsinduktor ist. Da der Substrateinfluß durch allseitige Substratwirkung nicht ausgeschaltet werden konnte, bedurfte es zur Untersuchung dieser Frage einer anderen Methode. Ich ließ daher bei Kulturen auf Agar der Substratinduktion eine Photoinduktion entgegenwirken, die jener etwa äquivalent war. So wirkte bei normaler Schalenstellung von oben, also dem Substrateinfluß entgegengesetzt, eine Lichtmenge von 1200 Lux, von unten dagegen nur eine solche von 400 Lux. Bei inverser Schalenstellung wurde die umgekehrte Anordnung getroffen, so daß also stets der Substratinduktion eine etwa gleich starke Photoinduktion entgegenwirkte.

Wenn die Schwerkraft für die Dorsiventralitätsinduktion bei den *Osmunda*-Prothallien bedeutungslos wäre, müßte es für das Versuchsergebnis ganz gleichgültig sein, ob die Schalen normal mit der stärkeren Belichtung von oben oder invers mit der stärkeren Belichtung von unten aufgestellt waren, d. h. ob im ersteren Falle

Licht und Schwerkraft, im zweiten Falle Substrat und Schwerkraft gleichsinnig wirken. Wie die Tabelle 10 zeigt, ist das jedoch keineswegs der Fall. Bei inverser Schalenstellung $\frac{\text{l S}}{\text{L G}}$ [1]) $= \frac{\text{u o o}}{\text{o u u}}$, wo Substrat und Schwerkraft gemeinsam dem Licht entgegenwirken, kehren durchschnittlich noch 26 % der Prothallien ihre Dorsalseiten dem Substrat zu; dagegen sind es bei normaler Schalenstellung $\frac{\text{L}}{\text{l S G}} = \frac{\text{o u o}}{\text{u o u}}$ durchschnittlich nur noch 4 %. Entsprechend verhalten sich die übrigen Zahlen: Isolateral sind bei inverser Schalenstellung im Durchschnitt 45 %, bei normaler nur 13 % der Prothallien. Weiter ist die Zahl der Prothallien mit Ventralseiten zum Agar bei normaler Schalenstellung bedeutend größer (83 %) als bei inverser (32 %). Hiermit ist erwiesen, daß außer dem Licht und dem Substrat an der Induktion der Dorsiventralität bei *Osmunda regalis* noch ein weiterer Faktor, wenn auch nur in geringem Maße, beteiligt ist. Dieser Induktor kann nur die Schwerkraft sein, da nur ihre Einwirkungsrichtung in den besprochenen Versuchen verändert wurde.

Tabelle 10.

Osmunda regalis, Prothallien auf Agar (1 % A + 0,4 % N + $^1/_4$ Fe); Versuche im Kunstlicht bei ungleicher Belichtung von oben und von unten und normaler oder inverser Schalenstellung.

Versuch	373	372	391	392	407	406	424	425	Durchschnitt	
Versuchszeit	1. II.—22. II. 1938		22. II.—14. III. 1938		14. III.—5. IV. 1938		6. IV.—26. IV. 1938			
Belichtung in Lux von oben	1200	400	1200	400	1200	400	1200	400		
Belichtung in Lux von unten	400	1200	400	1200	400	1200	400	1200		
Schalenstellung	normal	invers	normal	invers	normal	invers	normal	invers	normal	invers
Prothallienzahl	22	34	39	33	41	40	27	36	129	143
Dorsalseite zum Agar	2 = 9 %	9 = 26 %	1 = 2 %	6 = 19 %	2 = 4 %	12 = 30 %	1 = 4 %	7 = 19 %	4 %	23 %
Isolateral	2 = 9 %	7 = 21 %	3 = 8 %	14 = 42 %	6 = 17 %	19 = 48 %	6 = 22 %	23 = 64 %	13 %	45 %
Dorsalseite vom Agar	8 = 82 %	18 = 53 %	35 = 90 %	13 = 39 %	33 = 79 %	9 = 22 %	20 = 74 %	6 = 17 %	83 %	32 %

1) Mit L ist die größere, mit l die kleinere Belichtungsintensität bezeichnet.

Für die Möglichkeit einer Täuschung durch vor Versuchsbeginn angelegte Archegonien gilt sinngemäß das für *Adiantum cuneatum* Gesagte (S. 605). Zwar ist bereits an ganz jungen *Osmunda*-Prothallien die Mittelrippe ausgebildet; auch hier gelten aber die bei *Adiantum* angegebenen Größen (vgl. S. 605) der Prothallien bei der Impfung und bei Versuchsende. Der Einwand, daß eine während der Kultur unter allseitig gleichen Bedingungen erfolgte Differenzierung von vor Versuchsbeginn bereits angelegten Archegonien die Induktion durch die Schwerkraft vorgetäuscht haben könnte, ist auch deshalb nicht stichhaltig, weil ja für die Versuchspaare stets Prothallien aus der gleichen Kulturschale verwendet worden sind. Auf die experimentelle Widerlegung dieses Einwandes im Abschnitt V sei an dieser Stelle hingewiesen.

D. Das Stärkeverhältnis der Substratinduktion zur Licht- und Schwereinduktion.

Die Versuche, die uns die Erkenntnis gebracht haben, daß neben dem Licht auch das Substrat und die Schwerkraft Dorsiventralität induzierende Faktoren bei den Farnprothallien sind, haben klar gezeigt, daß die genannten Faktoren dies nicht in gleicher Stärke tun. Sie ließen nämlich bereits die überragende Bedeutung des Lichtes (sowohl des Tages- wie auch des künstlichen Lichtes) erkennen. Bei ausschließlich einseitiger Belichtung der Prothallien sind ja sowohl im Tageslicht als auch im künstlichen weder die Schwerkraft, noch das Substrat imstande, sich durchzusetzen (Tab. 3), ja nicht einmal dann, wenn sich die Wirkungen dieser beiden Faktoren addieren und gegensinnig zu der Lichtwirkung sind, falls man bei inverser Schalenstellung nur von unten belichtet $\frac{S}{L\,G} = \frac{o\,u\,o}{u\,o\,u}$! Das Licht hat also zweifellos für die Dorsiventralitätsinduktion in den Farnprothallien die größte Bedeutung. Dies ist sicher auch der Grund dafür gewesen, daß in früheren Untersuchungen über die Dorsiventralität der Farnprothallien nur das Licht als Induktor erkannt worden ist.

Bringt man die auf Agar geimpften Prothallien von *Adiantum cuneatum* oder den anderen untersuchten Farnen bei normaler Schalenstellung zwischen zwei gleich helle Glühbirnen, so werden bei weitaus der Mehrzahl (82—98 %) der Prothallien die Dorsalseiten zum Agar hin ausgebildet (Tab. 7). Die Substratwirkung

hat sich hier also der Schwerkraftinduktion gegenüber durchgesetzt, d. h. die Substratwirkung ist ausgesprochen stärker als die Schwerewirkung. Die Schwerkraft hat demnach bei den Farnprothallien, mindestens bei den von mir untersuchten Arten, für die Dorsiventralitätsinduktion eine wesentlich geringere Bedeutung als nach den Ergebnissen Fittings (1937b) bei *Marchantia* und *Lunularia*, wo die Schwerewirkung ja etwa gleich der des Lichtes gefunden wurde.

Um einen vorläufigen, wenigstens ungefähren quantitativen Anhaltspunkt für das Stärkeverhältnis der einzelnen Induktoren zueinander zu bekommen, wurden, nach Möglichkeit gleichzeitig, Versuche zwischen zwei verschieden stark einstrahlenden Lampen, also mit ungleicher Belichtungsintensität von oben und von unten so angesetzt, daß bei normaler Schalenstellung die größere Lichtmenge von oben $\left(\frac{\text{L}}{\text{l S G}}\right)$, bei inverser dagegen von unten einfiel $\left(\frac{\text{S l}}{\text{G L}}\right)$, daß also die Induktion durch das stärkere Licht stets der durch das Substrat entgegenwirkte. Die gewünschten Lichtunterschiede konnten in der im Abschnitt II besprochenen Weise mit Hilfe der Photozelle hergestellt werden. Wenn ich mir auch darüber im klaren bin, daß diese Versuche noch keineswegs Anspruch auf große Genauigkeit machen dürfen, so können sie doch wenigstens ein ungefähres Bild von dem Stärkeverhältnis der Induktionen zueinander geben.

Die Ergebnisse solcher Versuche mit *Adiantum cuneatum* zeigen (vgl. Tab. 11), daß in normaler Schalenstellung schon bei einer Lichtdifferenz von etwa 50 % (Gesamtbelichtung etwa 1500 Lux) das Substrat nicht mehr in der Lage war, sich eindeutig gegenüber der ihm antagonistischen, gleichsinnigen Induktion durch Licht und Schwerkraft durchzusetzen $\left(\frac{\text{L} - \text{l}}{\text{S G}} = \frac{\text{o u o}}{\text{u o u}}\right)$; 21—41 % der Prothallien trugen die Sexualorgane auf der schwächer belichteten, dem Substrat und damit der Erde zugekehrten Seite. Bei inverser Schalenstellung hingegen, wo Substrat und Schwerkraft gleichsinnig dem stärkeren Licht entgegenwirken, wurden die Archegonien und Antheridien noch bei 62—98 % der Prothallien auf der stärker belichteten, dem Substrat abgekehrten, also erdwärts gerichteten Seite erzeugt $\left(\frac{\text{S}}{\text{L} - \text{l G}} = \frac{\text{u o o}}{\text{o u u}}\right)$.

Tabelle 11.

Adiantum cuneatum. Prothallien auf Agar (1 % A + 0,4 % N + $^1/_4$ Fe). Ungleichmäßige Belichtung von oben und von unten.

Versuch	315	328	348	349	320	330	374	379
Versuchszeit	13. XI.—1. XII. 1937	1. XII.—20. XII. 1937	7. I.—23. I. 1938		19. XI.—6. XII. 1937	9. XII.—6. I. 1938	2. II.—17. II. 1938	
Belichtung in Lux von oben	850	350	800	450	1000	500	1000	500
Belichtung in Lux von unten	550	750	400	1000	500	1000	500	1000
Schalenstellung	normal	invers	normal	invers	normal	invers	normal	invers
Prothallienzahl	60	33	57	47	51	53	44	40
Dorsalseite nach oben	4 = 7 %	30 = 91 %	3 = 5 %	40 = 85 %	21 = 41 %	33 = 62 %	9 = 21 %	39 = 98 %
Isolateral	8 = 13 %	—	2 = 4 %	3 = 7 %	8 = 16 %	12 = 23 %	4 = 9 %	1 = 2 %
Dorsalseite nach unten	48 = 80 %	3 = 9 %	52 = 91 %	4 = 8 %	22 = 43 %	8 = 15 %	31 = 70 %	—

Bei den übrigen Arten zeigten entsprechende Versuche ähnliche Verhältnisse mit nur geringen Abweichungen. Stets war bei allen untersuchten Prothallien die Induktion durch das Licht weitaus überwiegend; wesentlich schwächer war die Substratwirkung, und ganz verschwindend klein die Wirkung der Schwerkraft.

Durch Variation der Lichtdifferenzen würde es wohl gelingen, das Stärkeverhältnis der verschiedenen Induktoren noch genauer zu erfassen. Wahrscheinlich wird es übrigens für den Ausfall der Versuche nicht gleichgültig sein, wie starke Belichtungsintensitäten man dabei verwendet.

Abschnitt V.

Die Nachwirkung der Dorsiventralitätsinduktionen.

Schon daraus, daß sich in allen Versuchen Prothallien finden, deren Dorsiventralitätsverhältnisse sich mit den jeweiligen Versuchsbedingungen nicht in Einklang bringen lassen, muß im Gegensatz zu der geltenden Auffassung der wichtige Schluß gezogen werden, daß auch bei den Farnprothallien einer einmal erfolgten Dorsiventralitätsinduktion wenigstens eine gewisse Nachwirkung zu-

kommt, die unter Umständen erhebliche Bedeutung erlangen kann. Besonders bei der Besprechung der Versuche zum Nachweis der Substratinduktion in Abschnitt IV wurde hierauf schon hingewiesen (vgl. S. 597, auch S. 596) und als Erklärung für ihre sonst unverständlichen Ergebnisse (vgl. besonders Versuche 119 und 244 in Tab. 4 u. 5) der Gedanke ausgesprochen, daß sich hier Nachwirkungen früherer Induktionen bemerkbar gemacht haben dürften, d. h. von Induktionen, die schon vor Versuchsbeginn, also während der Kultur der jungen Keimlinge auf der Nährlösung erfolgt sind.

Auch in den Versuchen über die Schwereinduktion waren bis 37 % Prothallien vorhanden, deren Dorsiventralität in keinerlei Beziehung zu der Versuchsanordnung stand (Tab. 8). Leicht erklärbar wird die Entstehung solcher Prothallien auch hier durch die Annahme einer Nachwirkung früherer Induktionen.

Daß sich solche vor Versuchsbeginn wirksam gewesene Induktionen bei den Versuchen bemerkbar machen können, darauf deutet besonders Versuch 369 (Tab. 8) hin. Zu seinem Verständnis sei auf Folgendes hingewiesen. Für alle Versuche wurden die jungen, morphologisch noch längst nicht dorsiventralen Prothallien nach Möglichkeit so auf den Agar geimpft (s. S. 573), daß die Seite, die auf der Nährlösung Oberseite war, nach der Impfung zum Deckel hin gerichtet war. Wird eine derart mit Prothallien zwischen Agar beimpfte Schale in gleicher Belichtung von oben und von unten normal aufgestellt, so bleiben also die früheren Oberseiten der Prothallien nach oben gerichtet; eine Umkehrung der in den geimpften Prothallien physiologisch vielleicht von früher her schon vorhandenen Dorsiventralität durch den einzigen hier noch in Betracht kommenden Induktor, die Schwerkraft, brauchte also nicht zu erfolgen. Das äußert sich im Auftreten einer großen Zahl von Prothallien (70 bis 100 %) mit Dorsalseiten nach oben, wie es in den Versuchen 176, 180, 196, 206, 216, 231, 251 (Tab. 8) der Fall war. Wird dagegen eine solche Schale invers aufgestellt (z. B. Versuch 369), so ist bei Versuchsende die Zahl der Prothallien mit Dorsalseiten nach oben wesentlich kleiner (55 %). Die Schwerkraft hat also die in den ausgesäten Prothallien nur physiologisch vorhandene Dorsiventralität bei etwa der Hälfte der Prothallien umgekehrt; ihre Wirkung ist aber zu schwach, um sich bei allen Prothallien gegenüber den Nachwirkungen der früheren Induktionen durchsetzen zu können.

Auf Induktionen durch stärker und besonders längere Zeit wirkende Außenfaktoren, wie vor allem durch das einseitig einfallende

Licht, reagieren allerdings selbst alte Prothallien, die bereits fertige Archegonien tragen, meist mit einer Umkehrung ihrer Dorsiventralität, wenn man sie an tropistischen Krümmungen hindert. Im Sommer wurde indes in einigen sehr lange Zeit fortgesetzten Versuchen trotz Richtungsänderung der Belichtung die Dorsiventralität in solchen Prothallien nicht immer umgekehrt. Auf Agar verpflanzte Prothallien mit reifen Archegonien wurden so aufgestellt, daß nur ihre Ventralseiten vom Tageslicht belichtet wurden. Weshalb diese weiter und zwar selbst noch nach vier bis sechs Wochen Archegonien ausbildeten, also Ventralseiten blieben, ist ganz unklar; vielleicht wird schließlich auch bei den Farnprothallien eine Entwicklungsstufe erreicht, in der unter Umständen die Umkehrung der morphologischen Seiten durch neue Induktionen nicht mehr gelingt, weil die Dorsiventralität mehr oder weniger stabil geworden ist.

Alle diese Tatsachen legten also die Vermutung nahe, daß Dorsiventralitätsinduktionen bei den Farnprothallien viel weniger labil sind, als man zurzeit annimmt. Schon aus methodischen Gründen schien es geboten, die Richtigkeit dieser Annahme wenigstens durch einige Versuche zu prüfen. Zu einer restlosen Klärung des hier angeschnittenen Problems reichen sie freilich noch nicht aus; das muß weiteren Arbeiten überlassen bleiben.

Sollten bei den Farnprothallien keine Nachwirkungen von Induktionen vorkommen, sollte also etwa die Ansicht Pfeffers (1904, S. 182) zu Recht bestehen, daß „das schon differenzierte Gewebe keinen entscheidenden determinierenden Einfluß auf den Neuzuwachs ausübt", so müßten die Prothallien immer isolateral werden, wenn man die jungen auf Nährlösung gewachsenen Keimlinge in allseitig gleiche Bedingungen an den Klinostaten bringt. Schon Pfeffer glaubt aber, auch bei den Farnprothallien „einen gewissen dirigierenden Einfluß" nicht ausschließen zu dürfen, „der vielleicht ausreicht, um bei völlig gleichmäßiger Beleuchtung dem Neuzuwachs dieselbe dorsiventrale Orientierung aufzudrängen", wie sie das bei einseitig wirkenden Außenfaktoren entstandene ältere Gewebe zeigt. Daß er mit dieser Vermutung wahrscheinlich recht hat, zeigen meine folgenden Versuche mit *Adiantum cuneatum*.

1. Versuche über die Nachwirkung einer kurz dauernden Induktion.

Petrischalen mit jungen noch einschichtigen Prothallien zwischen Agar wurden in ringförmigen Topfhaltern an die seitlichen Zapfen des kreuzförmigen Verlängerungsstückes der horizontalen

Tabelle

Adiantum cuneatum. Bei einseitiger Belichtung invers an Klinostaten, Pro-Bedingungen im Gewächshaus am Klinostaten.

Versuch	363	332	353	331	352
Versuchszeit	20. I.— 16. II. 1938	7. XII.— 13. I. 1938	10. I.— 7. II. 1938	7. XII.— 19. I. 1938	10. I.— 7. II. 1938
Dauer der Photoinduktion	—	1 Tag		2 Tage	
Dauer der Rotation	27 Tage	36 Tage	27 Tage	41 Tage	26 Tage
Prothallienzahl	36	22	45	22	24
Dorsalseite zur Bodenschale	5 = 14 %	2 = 9 %	8 = 18 %	6 = 27 %	2 = 8,5 %
Isolateral	27 = 75 %	16 = 64 %	33 = 73 %	9 = 41 %	20 = 83 %
Dorsalseite zur Deckelschale	4 = 11 %	6 = 27 %	4 = 9 %	7 = 32 %	2 = 8,5 %

Klinostatenachse angebracht. Genau vor den im Dunkelzimmer in einer senkrechten Ebene rotierenden Schalen brannten in etwa 20 cm Abstand horizontal nebeneinander zwei 40 Watt Osram Nitra-Opallampen, so daß die in die Bodenschale geimpften Prothallien nur durch diese hindurch belichtet wurden. Nachdem die Prothallien in dieser Weise eine wechselnde Zahl von Tagen photoinduziert worden waren, wurden sie 11—41 Tage lang im Gewächshaus an der horizontalen Klinostatenachse bei allseitig gleichen Bedingungen weiter gedreht.

Da die jungen Prothallien, wie schon mehrfach betont, möglichst so auf den Agar der Bodenschale geimpft worden waren, daß ihre Unterseiten dieser zugekehrt waren, durch die allein während der Photoinduktion das Licht einfiel, mußte durch die einseitige Belichtung die etwa schon vor Versuchsbeginn vorhandene Dorsiventralität umgekehrt werden. Aufgabe dieser Versuche war die Feststellung, ob sich die Lichtinduktion auch dann bemerkbar macht, wenn die induzierten Prothallien anschließend in allseitig gleichen Bedingungen längere Zeit weiter wachsen.

Die in Tabelle 12 mitgeteilten Versuche zeigen, daß bei *Adiantum cuneatum* eine 1—3tägige Photoinduktion noch nicht, wohl aber eine 4—5tägige ausreicht, um bei der überwiegenden Mehrzahl

12.

thallien zwischen Agar (1 % A + 0,4 % N + $^1/_4$ Fe). Alsdann unter allseitig gleichen Lampenabstand etwa 20 cm.

327	354	330	462	329	324	364	371
29. XI.— 10. I. 1938	11. I.— 7. II. 1938	2. XII.— 6. I. 1938	28. V.— 23. VI. 1938	1. XII.— 6. I. 1938	26. XI.— 10. I. 1938	22. I.— 7. II. 1938	27. I.— 16. II. 1938
3 Tage		4 Tage		5 Tage			
39 Tage	24 Tage	31 Tage	23 Tage	31 Tage	40 Tage	11 Tage	15 Tage
47	17	51	32	31	36	22	14
23 = 50 %	2 = 12 %	38 = 75 %	24 = 75 %	25 = 80 %	35 = 97 %	21 = 96 %	14 = 100 %
12 = 25 %	15 = 88 %	11 = 21 %	3 = 10 %	5 = 16 %	—	—	—
12 = 25 %	—	2 = 4 %	5 = 15 %	1 = 4 %	1 = 3 %	1 = 4 %	—

der Prothallien Dorsiventralität im Sinne dieser Induktion zu induzieren und zugleich diese Induktion so nachhaltig zu machen, daß die Prothallien trotz anschließender 2, ja selbst 6 Wochen langer Kultur unter allseitig gleichen Bedingungen am Klinostaten im Sinne dieser Induktion $\left(\frac{}{\mathrm{L}} = \begin{matrix}\mathrm{u}\\ \mathrm{o}\end{matrix}\right)$ dorsiventral werden und bleiben. Bemerkenswert ist ferner die Tatsache, daß auch die Bildung der Rhizoiden am Zuwachs der Induktionswirkung entsprach, daß Rhizoiden also nur selten auf den Dorsalseiten der Prothallien auftraten.

In diesen Versuchen kann es sich nicht einfach darum gehandelt haben, daß schon während der höchstens 5 Tage währenden Belichtung alle die Archegonien und Antheridien angelegt werden, die während der nachfolgenden Kultur unter allseitig gleichen Bedingungen heranreifen. Die Prothallien wurden oft nach Abschluß der Photoinduktion untersucht: Stets waren sie nur wenig gewachsen, nie war an ihnen eine Mittelrippe auch nur andeutungsweise vorhanden; der Hauptzuwachs erfolgte vielmehr erst während der Kultur unter allseitig gleichen Bedingungen am Klinostaten im Gewächshaus. Man muß also wohl annehmen, daß in den Versuchen die Archegonien erst einige Zeit nach Beendigung der Photoinduktion

angelegt werden (vgl. dazu auch S. 617ff.). Leider ist mir keine Literaturangabe über die Entwicklungsdauer der Archegonien bei den Farnprothallien bekannt. Eine solche würde für die Beurteilung gerade dieser Versuche sehr wertvoll sein. Die Entwicklungsdauer der Archegonien dürfte aber vierzehn Tage nicht überschreiten; daher sind in meinen Versuchen sicher mindestens die jüngsten Archegonien erst im Gewächshaus unter allseitig gleichen Bedingungen angelegt worden.

Die hiermit bewiesene Tatsache, daß auch bei den Farnprothallien Dorsiventralitätsinduktionen lange Zeit irgendwie nachwirken, eröffnet die Möglichkeit, wenigstens für meine Versuchsbedingungen die Zeiten einigermaßen zu bestimmen, die zu einer neuen nachhaltigen Dorsiventralitätsinduktion in den Prothallien notwendig sind. Besonders einfach läßt sich diese Zeit für die Photoinduktion ermitteln. Darüber geben ebenfalls die Versuche in Tabelle 12 Auskunft. Eine nur 1—3 Tage dauernde neue einseitige Photoinduktion (zwei 40 Watt-Lampen bei 20 cm Abstand, Dauerbelichtung) wirkte sich im Ergebnis nicht aus; bei so kurzen Induktionszeiten entstanden vorwiegend isolaterale Prothallien. Eine 4—5tägige Induktion machte sich dagegen sehr deutlich bemerkbar: Mindestens 75 % der Prothallien entsprachen nun der Induktionswirkung des einseitig einfallenden Lichtes $\left(\begin{matrix} u \\ L = \\ o \end{matrix}\right)$. Die Präsentationszeit dieser Dorsiventralitätsinduktionen durch das Licht beträgt also bei den verwendeten Versuchsbedingungen etwa 4 bis 5 Tage.

Entsprechende Versuche mit Substratinduktionen lieferten ähnliche Ergebnisse. Diese Versuchsreihen sind jedoch noch nicht umfassend genug, um daraus die Präsentationszeit für die Substratinduktion entnehmen zu können.

Ähnliche Ergebnisse hatten auch entsprechende Versuche (Licht- und Substratinduktion) mit *Osmunda regalis*. Allerdings sind die Versuchsreihen nur klein, eine Bestimmung der Präsentationszeiten bei *Osmunda* ist daher noch nicht möglich. Auch hier reicht aber z. B. eine 5tägige einseitige Belichtung aus, um den Prothallien Dorsiventralität nachhaltig zu induzieren.

Auf eine Bestimmung der Präsentationszeit für die Schwereinduktion habe ich wegen der geringen Schwereempfindlichkeit der Prothallien verzichtet.

2. Versuche über die Aufhebung einer kurz dauernden Induktion durch eine ebenso lange Gegeninduktion.

An den Nachwirkungen auch verhältnismäßig kurzer Dorsiventralitätsinduktionen kann somit kein Zweifel sein. Dabei handelt es sich aber nicht etwa um eine Stabilisierung solcher Induktionen. Das zeigen meine weiteren Versuche, in denen Prothallien, wie beschrieben, zunächst sechs Tage lang von der einen Seite und darauf ebenso lange von der Gegenseite photoinduziert wurden; nach Schluß dieser zweiten Induktion ließ ich die Prothallien unter allseitig gleichen Bedingungen am Klinostaten im Gewächshaus weiter wachsen. In solchen Versuchen war bei *Adiantum cuneatum* die Mehrzahl der Prothallien (87—97 %) im Sinne dieser zweiten Induktion ausgebildet. Dabei war es gleichgültig, ob bei der ersten Induktion die ursprüngliche Oberseite oder die Unterseite belichtet wurde. Gleichzeitig beweisen diese Versuche die Richtigkeit meiner früher (S. 615ff.) ausgesprochenen Behauptung, daß bis zum Ende der ersten Induktion noch gar keine Archegonien angelegt worden sind; sonst müßten doch in diesen Versuchen nach den Erfahrungen der zuvor mitgeteilten Versuche (S. 614) Archegonien auch auf den Seiten der Prothallien entstanden sein, die bei der ersten Photoinduktion beschattet waren! Das ist aber niemals der Fall gewesen.

Entsprechende Versuche mit *Osmunda regalis* hatten etwas abweichende Ergebnisse. Wie bereits kurz erwähnt, kommt auch bei diesen Prothallien einer einmal erfolgten Dorsiventralitätsinduktion eine Nachwirkung zu, deren Bedeutung aber allem Anschein nach noch größer ist als bei *Adiantum cuneatum*; dafür sprechen einige Versuche wie die zuletzt besprochenen mit Gegeninduktion durch einseitige Belichtung. Denn während sich in diesen Versuchen 87—97 % der *Adiantum*-Prothallien entsprechend der zweiten Induktion dorsiventral ausgebildet hatten, war bei *Osmunda* die Zahl solcher Prothallien erheblich geringer (13—15 %), dagegen auffallend groß die Zahl der Prothallien (30—60 %), deren Dorsiventralitätsverhältnisse der ersten Induktion entsprachen; die Wirkung der ersten Induktion ist also durch die nachfolgende zweite gleich lange Gegeninduktion nicht mehr aufgehoben worden. Demnach ist die Umkehrbarkeit von Dorsiventralitätsinduktionen bei den Prothallien aller Farne keineswegs gleich leicht möglich; schon einer nur wenige (4—5) Tage dauernden Induktion kann eine

Tabelle

Adiantum cuneatum, zwischen Agar (2 % A + 0,4 % N + $^1/_4$ Fe) rotiert unter
(Weitere Versuche

	a)					
Versuch	185	190	191	207	208	226
Versuchszeit	22. VI.— 17. VIII. 1937	26. VI.— 19. VIII. 1937	26. VI.— 21. VII. 1937	20. VII.— 6. IX. 1937	20. VII.— 6. IX. 1937	24. VIII.— 20. IX. 1937
Prothallienzahl	23	11	31	21	27	17
Isolateral	7 = 30 %	—	6 = 19 %	—	7 = 26 %	5 = 29 %
Dorsiventral	16 = 70 %	11 = 100 %	25 = 81 %	21 = 100 %	20 = 74 %	12 = 71 %
Dorsalseite zum Deckel	9 = 39 %	6 = 50 %	13 = 43%	12 = 57 %	12 = 44 %	3 = 18 %
Dorsalseite zum Boden	7 = 31 %	5 = 50 %	12 = 39 %	9 = 43 %	8 = 30 %	9 = 53 %

starke, lange Zeit anhaltende Nachwirkung zukommen, die sich bei *Osmunda regalis* unter Umständen sogar gegenüber einer gleich lange Zeit dauernden gegensinnigen Induktion deutlich durchsetzen kann.

3. Versuche über die Dorsiventralitätsinduktion während der Keimung auf den Nährlösungen.

Auf Grund solcher Erfahrungen bedurfte nun schließlich auch die wichtige Frage der Beantwortung, ob die wirksamen Induktoren (Licht, Substrat, Schwerkraft) nicht sogar schon in den auf Nährlösung auskeimenden noch ganz jungen Prothallien vor Beginn der Versuche Dorsiventralität mehr oder weniger nachhaltig induzieren können, wenn diese morphologisch an ihnen auch noch gar nicht sichtbar ist. Zu diesem Zwecke wurden auf Nährlösung gewachsene noch einschichtige Prothallien von etwa 1,5 mm Länge, an denen die dorsiventrale Symmetrie äußerlich noch nicht erkennbar war, in der gewohnten Weise im Gewächshaus zwischen Agar an der horizontalen Klinostatenachse gedreht; sie wuchsen nun also unter allseitig gleichen Bedingungen am Tageslicht. Leider wurde bei diesen Versuchen (vor allem mit *Adiantum cuneatum*) zunächst nicht hinreichend darauf geachtet, daß die Unterseiten der Prothallien nach der Impfung wirklich der Bodenschale zugewandt waren. Trotzdem zeigen die Versuche das Wesentliche (Tab. 13). Nur

13.

allseitig gleichen Bedingungen an der horizontalen Klinostatenachse. siehe auch Tab. 14.)

a)			b)			
227	242/3	Durchschnitt	447	450	454	470
24. VIII.— 20. IX. 1937	9. IX.— 18. X. 1937		10. V.— 4. VI. 1938	18. V.— 23. VI. 1938	23. V.— 27. VI. 1938	10. VI.— 13. VII. 1938
10	30	—	39	34	35	38
5 = 50 %	3 = 10 %	21 %	6 = 15 %	—	1 = 3 %	—
5 = 50 %	27 = 90 %	79 %	33 = 85 %	34 = 100 %	34 = 97 %	38 = 100 %
2 = 20 %	12 = 40 %	38 %	33 = 85 %	29 = 85 %	34 = 97 %	38 = 100 %
3 = 30 %	15 = 50 %	41 %	—	5 = 15 %	—	—

durchschnittlich 21 % der Prothallien sind isolateral ausgebildet; die Mehrzahl (im Mittel 79 %) ist dagegen dorsiventral geworden, wobei die Dorsalseiten bald dem Deckel, bald dem Boden der Petrischale zugewendet sind (Tab. 13a). In weiteren Versuchen (Tab. 13b) jedoch, in denen sofort nach der Impfung die Lage der Prothallien mikroskopisch geprüft und, falls notwendig, berichtigt wurde, zeigte sich eine eindeutige Orientierung der Prothallien im Sinne der Induktion auf der Nährlösung (z. B. dorsiventral, Dorsalseiten zur Deckelschale: 33 = 85 %; isolateral: 6 = 15 % in Versuch 447, Tab. 13b). Die Ventralseiten aller dorsiventralen Prothallien waren also der Schalenseite zugekehrt, auf deren Agarschicht die Prothallien geimpft worden waren.

4. Ausbildung isolateraler Prothallien.

In einzelnen Rotationsversuchen, über die in diesem Abschnitt berichtet worden ist, fällt die sehr große Zahl isolateraler Prothallien auf (z. B. in Versuch 363, Tab. 12 [gleiche Versuchsanordnung wie in Tab. 13]). Da es nicht möglich war, für alle Versuche ganz gleichwertiges Material zu verwenden (die Prothallien sind schon in einer und derselben Nährlösungsschale sehr verschieden weit entwickelt; auch die Vorbehandlung der Keimlinge wird eine gewisse Rolle spielen), liegt der Schluß nahe, daß hiervon bei derartigen Versuchen wenigstens ein Teil der großen Schwankungen

in der Zahl der isolateralen Prothallien abhängig ist. Daß sogar alle Prothallien isolateral werden können, zeigen einzelne Versuche in Tabelle 12, die mit sehr jungen Prothallien gemacht worden sind (vgl. auch Tab. 14).

Tabelle 14.

Adiantum cuneatum. Prothallien verschiedenen Alters zwischen Agar unter allseitig gleichen Bedingungen an der horizontalen Klinostatenachse gedreht. Substrat: 2 % A + 0,4 % N + $^1/_4$ Fe.

Versuch	252	253	412	416	440	441	490	487
Aussaat auf Nährlösung am	24. VII.	19. VIII.	26. XI.	16. XII.	2. III.	28. III.	12. IV.	24. V.
Versuchszeit	22. IX.—29. X. 1937		19. III.—13. IV. 1938	25. III.—25. IV. 1938	28. IV.—25. V. 1938		30. VI.—15. VIII. 1938	29. VI.—9. VIII. 1938
Prothallienzahl	26	25	34	30	22	48	35	26
Isolateral	7 = 25 %	21 = 84 %	5 = 15 %	21 = 70 %	6 = 28 %	28 = 59 %	5 = 14 %	16 = 61 %
Dorsiventral	19 = 75 %	4 = 16 %	29 = 85 %	9 = 30 %	16 = 72 %	20 = 41 %	30 = 86 %	10 = 39 %

Sehr wahrscheinlich war es von vornherein, daß Unterschiede im Entwicklungszustand der auf den Agar verpflanzten Prothallien dafür erhebliche Bedeutung haben. Deshalb habe ich weiter in einer Petrischale erst vier Wochen alte (Länge 0,5 mm), in einer zweiten dagegen schon etwa acht Wochen alte (Länge 1,5 mm) Prothallien nebeneinander an den Klinostaten in allseitig gleiche Bedingungen gebracht. Nach vier Wochen dauernder Rotation waren von den jetzt acht Wochen alten Prothallien mindestens 59 %, von den älteren, jetzt also 12 Wochen alten Prothallien dagegen höchstens 25 % isolateral (vgl. Tab. 14) geworden. Diese großen Unterschiede in der Ausbildung der Prothallien zeigen, daß die Prothallien von einem gewissen Entwicklungszustand an die Neigung haben, sich in allseitig gleichen Bedingungen nicht mehr isolateral, sondern dorsiventral auszubilden und zwar im Sinne einer schon auf der Nährlösung erfolgten, bei Versuchsbeginn aber morphologisch noch nicht erkennbaren Induktion. Mit zunehmendem Alter der Prothallien werden also offenbar einmal erfolgte Dorsiventralitätsinduktionen aus freilich zunächst unersichtlichen Gründen immer zäher festgehalten.

Durch die neue Erkenntnis, daß schon auf den Nährlösungen, also vor den Versuchen erfolgte Induktionen in hinreichend alten Prothallien mehr oder weniger kräftig nachwirken, wird keineswegs mein Ergebnis erschüttert, daß außer dem Licht noch das Substrat und die Schwerkraft als weitere Induktoren der Dorsiventralität eine Rolle spielen. Die Induktionsversuche mit Licht oder Substrat (vgl. S. 613ff.) und von ihnen vor allem die Umkehrungsversuche (S. 617ff.) haben gezeigt, daß sogar eine kurze einseitige Induktion von nur wenigen (4—5) Tagen bereits genügt, um wenigstens bei *Adiantum cuneatum* jede frühere Induktion fast ganz unwirksam werden zu lassen. Nachwirkungen früherer Induktionen machen sich also meist nur bei Kultur der Prothallien in allseits gleichen Bedingungen oder nach sehr kurzfristigen (1—3 Tage) Dorsiventralitätsinduktionen, dagegen nicht unter solchen dauernd einseitig einwirkenden Bedingungen geltend, die neue Dorsiventralitätsinduktionen zur Folge haben. Daher sind bei meinen Versuchen zum Nachweis der Induktoren vor Versuchsbeginn in den Prothallien erfolgte Induktionen am Zustandekommen der Ergebnisse sicher nicht beteiligt gewesen. Selbstverständlich wäre es besser, wenn man für solche Versuche ganz junge Farnprothallien verwenden könnte, die selbst physiologisch noch ganz isolateral sind. Dazu wäre es aber nach meinen Untersuchungen nötig, die Sporen zwischen Agar am Klinostaten in gleichmäßigem Licht auskeimen zu lassen. Leider versagte jedoch dieses Kulturverfahren, weil die Prothallien zu langsam heranwachsen und die Agarplatten zu schnell austrocknen.

Abschnitt VI.

Zusammenfassung der Ergebnisse.

1. Bei den drei untersuchten Farnfamilien (Polypodiaceen, Parkeriaceen, Osmundaceen) tritt im Jugendstadium der Prothallien normalerweise eine keilförmige, zweischneidige Scheitelzelle auf. Eine solche entsteht schließlich auch dann, wenn, wie besonders bei *Adiantum cuneatum*, infolge Fehlens eines wirksamen richtenden Außenfaktors die Zellteilungen im Protonema zunächst vorübergehend anomal erfolgen und Zellhaufen entstehen.

Die Orientierung der Scheitelzelle wird bei den Polypodiaceen- und *Ceratopteris*-Prothallien am hellen Tageslicht allein durch die Schwerkraft bestimmt. Diese strebt, die Schneide bei ersteren lotrecht, also parallel zur Schwererichtung, bei letz-

teren dagegen horizontal, also senkrecht zur Schwererichtung zu stellen.

Bei den Prothallien dieser Farne kommt, jedoch nur in schwachem einseitigem Licht, als weiterer richtender Faktor das einseitig einfallende Licht hinzu, das die Schneide der Scheitelzelle bei den Polypodiaceen parallel zu seiner Richtung, also die Achse der Kernspindel senkrecht dazu, bei *Ceratopteris* dagegen senkrecht zu seiner Richtung, also die Achse der Kernspindel parallel dazu, stellt und die orientierende Wirkung der Schwerkraft überwindet.

Im Gegensatz zu diesen beiden Familien sind bei *Osmunda regalis* auch helles einseitiges Tageslicht, und zwar in gleichem Sinne wie das schwache Licht bei den Polypodiaceen, und endlich auch das Substrat als Induktoren wirksam; das letztere orientiert die Schneide der Scheitelzelle zu sich senkrecht, die Achse der Kernspindel also zu sich parallel. Welcher der drei Faktoren bei *Osmunda* vorwiegend wirkt, wurde nicht festgestellt.

2. Die Dorsiventralität der Farnprothallien wird nicht, wie man bisher allgemein angenommen hat, durch einen einzigen Außenfaktor, nämlich das Licht, induziert, sondern, ganz so, wie Fitting für die Marchantieenbrutkörper zeigen konnte, durch das Zusammenwirken mehrerer solcher. Diese Faktoren sind:

a) das Licht. Es induziert die Dorsalseiten zu sich hin (positiv). Ob das Licht auch die Empfindlichkeit der Prothallien für die sonstigen Induktoren der Dorsiventralität (b und c) beeinflußt, konnte noch nicht festgestellt werden;

b) das Substrat. Es induziert erstaunlicherweise ebenfalls die Dorsalseiten zu sich hin (positiv). Das Substrat wirkt bei den Farnprothallien also in der gleichen Weise wie nach Fitting auf die Marchantieenbrutkörper, und zwar ganz gleichgültig, ob Nähragar verschiedener Konzentration (1 %, 2 %, 3 %) oder mit Knopscher Nährlösung getränktes Kieselsäurehydrogel als Substrat diente;

c) die Schwerkraft. Sie richtet die Dorsalseiten der Prothallien zenithwärts.

Bezüglich der Induktoren der Dorsiventralität besteht also eine auffallende Übereinstimmung zwischen den Farnprothallien und den Marchantieenbrutkörpern. Ihr Stärkeverhältnis zueinander ist jedoch bei den Farnprothallien wesentlich anders: Während nach Fitting bei den Brutkörpern Licht und Schwerkraft ungefähr

gleich stark wirken, das Substrat aber wesentlich schwächer wirkt, wird bei den Farnprothallien die Dorsiventralität vorwiegend durch das Licht induziert; wesentlich schwächer ist der Einfluß des Substrates und unbedeutend der der Schwerkraft.

3. Die Dorsiventralitätsinduktionen sind bei den Farnprothallien viel weniger labil, als man zurzeit meint. Bereits einer nur wenige (4—5) Tage dauernden Photoinduktion 6—8 Wochen alter und nur 1,5 mm langer Prothallien kommt eine lange Zeit anhaltende Nachwirkung zu, so daß bei Versuchsbeginn noch nicht ausgesprochen dorsiventrale Prothallien unter allseitig gleichen Versuchsbedingungen sogar noch nach mehr als vier Wochen dorsiventral im Sinne dieser Induktion werden. Ebenso werden solche auf Nährlösung gezogene, bei Versuchsbeginn noch ganz einschichtige Prothallien zwischen Nähragar in allseitig gleichen Bedingungen durchweg dorsiventral ausgebildet, und zwar im Sinne einer Induktion vor dem Versuch, d. h. während der Keimung. Höchstens 5 Wochen alte, also noch winzigere Prothallien sind dagegen noch so labil, daß sie in allseitig gleichen Bedingungen meist isolateral werden. Ob aber selbst diese Prothallien bei Versuchsbeginn wirklich noch ganz isolateral waren, oder ob eine in ihnen doch bereits erfolgte physiologische Dorsiventralitätsinduktion wieder ganz abklingen konnte, läßt sich nicht entscheiden.

Bei der Nachwirkung von Dorsiventralitätsinduktionen handelt es sich nicht um einen Stabilisierungsvorgang. Durch einen einseitig wirksamen Induktor ist nämlich eine Umkehrung, abgesehen allerdings von sehr alten Prothallien, fast immer noch möglich.

Diese Arbeit entstand auf Anregung und unter Leitung von Herrn Professor Dr. Fitting. Meinem verehrten Lehrer bin ich für die vielen Ratschläge und seine stets rege Anteilnahme am Fortgang der Arbeit zu großem Dank verpflichtet.

Schriftenverzeichnis.

1878. Bauke, H., Zur Kenntnis der sexuellen Generation bei den Gattungen *Platycerium*, *Lygodium* und *Gymnogramme*. Bot. Ztg. 1878, Bd. 36.

1878. — —, Prothalliumentwicklung von *Platycerium*. Sitzungsber. d. bot. Vereins d. Prov. Brandenburg, Bd. 20, S. 120ff.

1927. Döpp, W., Untersuchungen über die Entwicklung von Prothallien einheimischer Polypodiaceen. Pflanzenforschung, herausgeg. von R. Kolkwitz, Heft 8.

1935a. Fitting, H., Untersuchungen über die Induktion der Dorsiventralität bei den keimenden Brutkörpern von *Marchantia* und *Lunularia*. I. Die Induktoren und ihre Wirkungen. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 82, S. 333ff.

1935b. — —, Desgl. II. Die Schwerkraft als Induktor der Dorsiventralität. Ebenda, Bd. 82, S. 697ff.

1937a. —, Desgl. III. Das Licht als Induktor der Dorsiventralität. Ebenda, Bd. 85, S. 169ff.

1937b. — —, Desgl. IV. Das Substrat als Induktor der Dorsiventralität. Ebenda, Bd. 85, S. 243ff.

1938. — —, Desgl. V. Die Umkehrbarkeit der durch Außenfaktoren induzierten Dorsiventralität. Ebenda, Bd. 86, S. 107ff.

1927. Gerhardt, E., Untersuchungen über die Vorkeimentwicklung einiger einheimischer Farne. Dissertation Marburg 1927.

1930. Goebel, K., Organographie der Pflanzen. 3. Aufl. Bd. 1, S. 601ff.; Bd. 2, S. 1061ff. Jena 1930.

1871. Kny, L., Entwicklung der Parkeriaceen, Nova acta Leopoldina, Bd. 37, 4.

1877. Leitgeb, H., Über Bilateralität der Prothallien. Flora 1877, Bd. 60, S. 174ff.

1879a. — —, Studien über Entwicklung der Farne. Sitzungsber. d. k. Akad. d. Wissensch., I. Abt., 1879, Bd. 80.

1879b. — —, Über Bilateralität der Prothallien. Flora 1879, Bd. 62, S. 317ff.

1935. Orth, R., Morphologische und physiologische Untersuchungen an Farnprothallien. Planta, Bd. 25, S. 104ff.

1904. Pfeffer, W., Pflanzenphysiologie. 2. Aufl., Bd. II, S. 180ff., S. 680ff. Leipzig 1904.

1879. Prantl, K., Über den Einfluß des Lichtes auf die Bilateralität der Farnprothallien. Bot. Ztg., Bd. 37, S. 697ff., S. 713ff.

1928. Pringsheim, E. G., Vergleichende Untersuchungen über Saatgutdesinfektion. Angew. Botanik, Bd. 10, S. 208ff.

Lebenslauf

Am 3. VII. 1914 wurde ich, Kurt Anton Bußmann, als ältester Sohn des verstorbenen Oberpostrat Oscar Bußmann und seiner Ehefrau Susanne Beste zu Kiel geboren. Ich bin evangelischer Konfession. 1921—1923 besuchte ich die Bürgerschule II in Minden, 1923—1933 das staatliche Gymnasium dort. Nach bestandener Reifeprüfung (14. III. 1933) studierte ich Sommersemester 1933 bis Wintersemester 1934/35 in Rostock Biologie, Geographie und Mathematik. Nach einsemestriger Unterbrechung durch die Ableistung meiner Arbeitsdienstpflicht (1. IV. bis 30. IX. 1935) setzte ich seit 1. XI. 1935 mein Studium an der Rhein. Friedrich-Wilhelm-Universität zu Bonn fort.